А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 58

N 7

9

СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1973

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. Редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. И. Кац, Э. Н. Липпа* и *Н. В. Лихарера*

Сдано в набор 8/VI 1973 г. Подписано к печати 31/VIII 1973 г. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Печ. л. 10 + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.85. Тип. зак. 386. М-09361. Тираж 2541.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

УДК 51 : 58.08 : 581.524.44

В. И. Василевич

ЦЕНОКВАНТ КАК НАИМЕНЬШАЯ ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ЕДИНИЦА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

V. I. VASILEVICH. A COENOQUANT AS THE MINIMAL SPATIAL ENTITY IN VEGETATION COVER

Вводится понятие ценокванта — наименьшего участка растительного сообщества, в пределах которого выявляется достаточно точно локальное обилие всех видов. При заданном доверительном интервале ±1 класс покрытия размеры ценокванта по исследованиям в восточных районах Коми АССР в луговых сообществах около 10 м², на кочкарном осоковом лугу — около 50 м², на грядах болот — 7 м², а в мочажинах — 1.5 м². В лесных сообществах в травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах ценоквант имеет площадь около 40 м², а обилие видов древесного яруса выявляется на площадке 20×20 м. Площадки, соответствующие по размерам ценоквантам, можно классифицировать, и они наиболее пригодны для установления связи растительности со средой. Отдельные ценокванты внутри одного фитоценоза могут существенно отличаться друг от друга.

Геоботаники всегда уделяли много внимания выбору размеров пробной площади. Действительно, этот вопрос имеет немалое значение, так как слишком мелкая пробная площадь не даст достаточно полного представления о растительности в данной «точке»,[1] а большая пробная площадь может оказаться неоднородной. Разные ее части могут оказаться качественно различными и, рассматривая ее в целом, мы получим усредненную характеристику, которой не соответствует ни один реальный участок растительности.

Нередко определение оптимального размера пробной площади производится с помощью анализа увеличения числа видов при увеличении площади. Но почему пробная площадь должна содержать все виды фитоценоза или большую их часть? Вряд ли это самое главное. Скорее нам важно иметь правильное представление о количественном соотношении видов, о том что преобладает на данном участке. К тому же следует иметь в виду, что число видов растет непрерывно и пропорционально логарифму площади. Каждое увеличение площади в n раз дает одинаковое приращение числа видов. Большинство теперь согласно с тем, что никаких реальных переломов на кривой число видов — площадь нет, и что размеры минимум-ареала можно определить лишь условно. Так, например, Арчибальд (Archibald, 1949) предлагала в качестве такого рода показателя площадь, на которой встречается 50% всех видов сообщества, а Кейн (Cain, 1938) считал минимум-ареалом такую точку на кривой число видов — площадь, где увеличению площади на 10% соответствует 10%-е увеличение числа видов. Но можно предложить большое число и других критериев, имеющих ничуть не меньшее право на существование.

И при исследованиях на более широком пространственном уровне наблюдается в общем тот же характер зависимости между числом видов и площадью. Поиски объективных количественных критериев для установления площади выявления конкретной флоры также не дали до сих пор

[1] Здесь под «точкой» мы подразумеваем участок сообщества, который рассматривается как целое и которому дается единая усредненная характеристика.

удовлетворительных результатов. Недавно Л. И. Малышев (1972) ввел понятия о минимальной и оптимальной площадях выявления флоры. По его данным, удвоение минимальной площади дает приращение числа видов на 20%, а удвоение оптимальной площади — на 14%. Но вряд ли отсюда можно сделать вывод, что имеются какие-то качественные изменения в увеличении числа видов при переходе через минимальную и оптимальную площади.

Иногда для установления площади выявления использовали данные по стабилизации средних с увеличением размера площадок. Ясно, что обилие видов на мелких площадках варьирует сильно, а на крупных — меньше, но одинаковые характеристики для ряда пробных площадей в пределах одного фитоценоза мы сможем получить лишь при полной его пространственной однородности. Большинство же фитоценозов не является пространственно однородными, что служит неизбежным следствием непрерывности (континуума) растительного покрова. Было показано, что дисперсия обилия вида растет непрерывно с увеличением площади (Goodall, 1961), а с увеличением расстояния между площадками наблюдается постоянное падение их сходства (Василевич, 1970а). Все это свидетельствует о том, что увеличение площади всегда вносит что-то новое, приводящее к изменению обилия видов, появлению новых и т. п. Основной недостаток классических представлений о площади выявления фитоценоза в том и заключается, что искали площадку такого размера, с помощью которой можно было бы достаточно точно характеризовать гораздо больший участок, а это далеко не всегда возможно.

Наиболее строгую концепцию площади выявления дал Л. Г. Раменский (1925, 1938). На основании статистической обработки данных он определял, сколько и каких площадок нужно заложить для получения среднего обилия вида с точностью, скажем, 10%, для оценки встречаемости вида, средних размеров особей и т. п. Но Раменский также неявно исходил при этом из пространственной однородности фитоценозов. Сейчас известно, что для получения средней с одной и той же точностью потребуется разное количество площадок в зависимости от размеров участка, по которому они будут разбросаны. Раменский говорил по существу о выборке выявления; она может состоять и из разбросанных площадок и из примыкающих одна к другой.

Если в значительном числе случаев фитоценозы пространственно неоднородны, то среднее обилие вида в фитоценозе далеко не лучшая характеристика растительности, так как оно может усреднять существенно различные участки фитоценоза. Часто просто невозможно выбрать пробную площадь, где многие характеристики равны средним по фитоценозу. При пространственной неоднородности площадь выявления фитоценоза теряет свой смысл.

Нами было введено понятие локального обилия (Василевич, 1971), представляющего собой обилие вида в данной «точке». Но чтобы определить это обилие достаточно точно, у этой «точки» должны быть реальные размеры. Обилие вида на мелкой площадке, как писал Раменский (1925), величина в значительной мере случайная. Она не отражает достаточно хорошо ни условий среды, ни взаимоотношений между растениями. На мелкой площадке обилие оценивается с большой ошибкой. Но какая же это ошибка? Систематическую ошибку мы можем снизить за счет применения более точной методики. Случайной ошибки на первый взгляд и вовсе нет, так как вся генеральная совокупность — лишь одна эта площадка. Но если мы рассматриваем локальное обилие как величину, закономерно отражающую фитоценотическую обстановку в данном месте, нам нужно знать все множество состояний растительности, которые могут здесь быть. Мы не имеем возможности многократно «подбрасывать» эту площадку и получить таким путем репрезентативную выборку. Остается только одно — заложить рядом еще несколько площадок.

Если предположить, что средние условия местообитания остаются постоянными на участке, значительно превышающем по размерам данную

площадку, то мы можем считать все описания мелких площадок в пределах этого участка выборкой из одной генеральной совокупности. Это позволяет получить репрезентативную для данного местообитания выборку. Такая выборка должна охватывать как можно меньшую площадь, чтобы избежать по возможности различий в условиях местообитания в разных частях этой площади. Следовательно, площадки должны располагаться вплотную.

Закладывая площадки таким образом и постепенно увеличивая их число, мы можем получить оценку обилия вида с желаемой точностью. Площадь, на которой это условие выполняется, назовем *площадью выявления локального обилия вида*. Заданный уровень точности нужен не для того, чтобы была возможность экстраполировать среднюю на бесконечно большую по площади совокупность. Такая задача и не ставится при определении локального обилия. Определенное число повторностей нужно лишь для того, чтобы снивелировать информационный шум, получить среднюю, достаточно точно отражающую фитоценотическую обстановку.

В данном случае очень важно правильно выбрать размеры площадок. Известно, что мелкие площадки более эффективны, чем крупные. Для достижения одной и той же точности потребуется меньшая суммарная площадь при работе с мелкими площадками, а следовательно, и размер площади выявления локального обилия будет тем меньше, чем более мелкие площадки мы возьмем. Учитывая это обстоятельство, мы стремились брать площадки примерно совпадающие по размерам с размерами особей наиболее крупного вида. Еще более мелкие площадки использовать уже нецелесообразно, так как на них нельзя определить обилие наиболее крупных видов.

Полевые работы проводились следующим образом.[1] В пределах выбранного фитоценоза закладывалась площадка, состоящая из 256 примыкающих друг к другу квадратов. Обычно закладывалась решетка из 16×16 квадратов. Лишь в одном случае (на гряде аапа-болота), из-за того что фитоценоз представлял собой узкую полосу, пришлось изменить общее правило и заложить решетку из 8×32 квадрата. Размеры элементарных площадок (квадратов) — 25×25 или 50×50 см.

Перед тем как определять площадь выявления локального обилия, нужно установить тот уровень точности, к которому мы будем стремиться. В своей работе мы определяли покрытие видов и при этом использовали следующую шкалу оценок: 0, + (условно 0.5%), 1, 2, 3, 5, 8, 10, 15, 20, 25, 30 и далее через 10%. Такая шкала покрытия сложилась не случайно. Она отражает точность, с которой может быть определено покрытие. При малом покрытии абсолютная систематическая ошибка меньше, что и дает возможность работать с более узкими классами. Более высокое покрытие определяется в общем хуже. Когда покрытие приближается к 100%, мы фактически оцениваем промежутки, благодаря чему снова появляется возможность использовать более дробные классы.

Шкалу покрытия, почти точно совпадающую с нашей, использует Суоминен (Suominen, 1969). Единственная существенная разница — разделение им классов +и 0.5%. Но Суоминен работал с более крупными площадками (4 м^2), что позволило давать оценки покрытия и менее 0.5%. При расчетах+принимался за 0.1%.

Видимо, разумным пределом точности является доверительный интервал по одному классу покрытия в обе стороны от средней. Так, например, при среднем значении покрытия в 2.5% размер классового интервала равен 1%, и желаемая величина ошибки средней равна 0.5% (несколько упрощая действительные отношения, мы считаем, что 95%-й доверительный интервал всегда равен $\bar{x} \pm 2\ \sigma_{\bar{x}}$). При среднем покрытии в 12% размер

---

[1] В сборе материалов принимали участие студентки кафедры биогеографии Ленинградского университета Л. Л. Вирачева и Н. А. Устюхина, которым автор выражает свою благодарность.

классового интервала равен 5%, и желаемая ошибка средней равна 2.5%. Начав работу, используя это правило, мы быстро убедились, что оно очень неудобно. На границах классов могут происходить резкие изменения размеров допустимой ошибки и доверительного интервала. Так, например, при средней в 2.5% желаемая ошибка равна 0.5%, а при средней 3.1% — уже 1%. Чтобы преодолеть это неудобство, было составлено уравнение прямолинейной регрессии желаемой ошибки на среднее покрытие. Это уравнение имеет следующий вид:

$$m = 0.47 + 0.09\bar{x}, \quad (1)$$

где m — желаемая ошибка, а $\bar{x}$ — среднее покрытие в процентах. Уравнение составлено для значений покрытия от 0 до 60%, и только в этой области им и можно пользоваться.

Камеральная обработка материалов начиналась с того, что для каждого вида, встреченного в исследуемом сообществе, составлялся план распределения покрытия. Такой план является своеобразной моделью растительного сообщества. Используя его, можно получать выборки площадок разного объема и по-разному расположенных в пределах исследуемого участка.

Вначале брали 4 выборки по углам площадки. Каждая из них состояла из 16 площадок, расположенных квадратом 4×4 площадки. Для каждой выборки определяли среднюю арифметическую покрытия, которая нужна для нахождения желаемой величины ошибки по формуле (1). После этого можно найти число площадок, необходимое для получения заданной ошибки. Обычно это число находят по формуле

$$n = \frac{\sigma^2}{m^2}. \quad (2)$$

Но эта формула дает лишь среднее значение n, соответствующее среднему значению σ^2, полученному в выборке. Если объем выборки мы будем определять по этим формулам, то в среднем будем получать необходимую точность, но только в среднем. Иногда точность будет выше, а иногда ниже. Чтобы застраховаться от таких случайностей и гарантировать заданную точность, нужно в эту формулу поставить не среднее значение σ^2, а верхнюю границу ее доверительного интервала.

При малых выборках выборочное распределение дисперсии далеко от нормального, но границы доверительного интервала можно найти по следующей формуле (Смирнов, Дунин-Барковский, 1959; Уилкс, 1967).

$$\left(\frac{nS^2}{\chi^2_{\alpha/2}};\quad \frac{nS^2}{\chi^2_{1-\alpha/2}}\right), \quad (3)$$

где S^2 — выборочная оценка дисперсии, полученная по n наблюдениям. В знаменатель формулы подставляется значение χ^2 с числом степеней свободы, равном $(n-1)$, а α — уровень значимости. При больших выборках $(n > 30)$ для определения верхней доверительной границы дисперсии можно пользоваться формулой

$$\sigma^2 + 2m_{\sigma^2}, \quad (4)$$

где m_{σ^2} — ошибка дисперсии, равная

$$m_{\sigma^2} = \sigma^2 \sqrt{\frac{n}{2}}.$$

После того как найден объем выборки, гарантирующий заданную точность, увеличиваем выборки соответственно этому и проверяем результаты. Дело в том, что и n, вычисленное по верхней границе доверительного интервала дисперсии, может не дать желаемого результата. С увеличением числа площадок, а значит и обследуемой площади, дисперсия может возрасти или, наоборот, упасть, в результате чего мы получим завышенную или заниженную точность. Мы рассчитывали n по выборке не из той

совокупности, для которой используются выводы, а меньшей по площади. В связи с этим вычисления иногда приходится проводить в 2—3 этапа, определяя каждый раз необходимое число повторностей и проверяя результат. Это довольно распространенный у математиков метод итераций.

Пример вычисления площади выявления локального покрытия приведен в табл. 1. В верхней части таблицы приведены результаты обработки четырех выборок по 16 площадок. Средние и дисперсии находили обычным путем, и способ их вычисления в комментариях не нуждается. Далее нужно найти верхнюю границу доверительного интервала для дисперсии. Используем для этого формулу (3). Так как мы работаем с 95%-м уровнем значимости, то нам нужно найти χ^2, соответствующее ($\alpha/2$) 2.5% и ($1-\alpha/2$) 97.5% уровню значимости. В таблицах обычно можно найти лишь 2%-й и 98%-й уровни значимости. $\chi^2_{0.98}=5.99$ при 15 степенях свободы. Подставляем эти данные в формулу (3)

ТАБЛИЦА 1

Пример определения площади выявления локального покрытия

Брусника в сосняке беломошнике

Объем выборки	Номер выборок	$\bar{x}$	σ^2	m_{σ^2}	$\sigma^3+2m_{\sigma^2}$	$m_{\text{доп.}}$	n
	1	2.3	7	—	18.8	0.77	32
16	2	7.1	27	2.67	72.0	1.11	60
(4×4)	3	15.5	41	—	109.5	1.86	32
	4	13.0	61	—	162.0	1.64	60
	1	8.2	43	8.7	60.4	1.21	42
49	2	12.9	59	11.9	82.8	1.63	32
(7×7)	3	14.3	37	7.5	52.0	1.76	17
	4	15.7	43	8.7	60.4	1.88	18

Примечание. Для выборок в 16 площадок в 5-й графе приведено отношение $S^2/\chi^2_{0.98}$, вычисляемое по формуле (3), а для выборок в 49 площадок — m_{σ^2}.

$$\frac{16\sigma^2}{5.99}=2.67\sigma^2.$$

Множитель 2.67 является постоянным при данном объеме выборки. Умножив на него полученные дисперсии, получаем верхнюю границу доверительного интервала. Затем находим допустимую величину ошибки по формуле (1), возводим ее в квадрат и определяем n.

$$n=\frac{\sigma^2+2m_{\sigma^2}}{m^2_{\text{доп.}}}.$$

По данным табл. 1 оказывается, что в двух случаях нужно 32 площадки, а в двух других — 60. Для проверки того, дадут ли выборки в 60 площадок требуемую точность, берем выборки большего объема. Выборки всегда брали так, чтобы мелкие площадки образовывали в совокупности квадрат. В нижней части таблицы приведены результаты обработки выборок по 49 площадок, которые включают и 16 первоначальных. Все расчеты проводились точно так же, только верхняя граница доверительного интервала дисперсии находилась по формуле (4). Второй этап вычислений в данном случае оказался последним. Нужно даже менее 49 площадок. За площадь выявления локального покрытия брусники в исследованном сосняке беломошнике можно считать выборку в 42 площадки. Их размеры 0.5×0.5 м, а отсюда общая площадь 10.25 м^2.

В ряде случаев возникала более сложная ситуация. Так, скажем, по выборке в 16 площадок найдено, что их нужно 64, а выборка в 64 площадки показывает, что их нужно всего 16. Причин, которые приводят к появлению таких «ножниц», несколько: 1) малая выборка дала завышен-

ное значение дисперсии, попав на границу зон высокого и низкого покрытия вида (Василевич, 1970б); 2) с увеличением объема выборки понижается верхняя граница доверительного интервала дисперсии; 3) определенное по большой выборке необходимое число площадок должно представлять случайную выборку, а не занимать какую-то часть участка большой выборки. При наличии «ножниц» нужно искать площадь выявления локального обилия где-то в середине, проверяя по выборкам в 25 или 36 площадок, близка ли точность к заданной.

Особенность этой работы состоит в том, что окончательный результат нам нужен весьма приблизительный. Для брусники мы получили площадь выявления локального покрытия в 10.25 м², но нам достаточно того, что она около 10 м². Нам важно знать лишь порядок площади, который позволяет оценить покрытие данного вида с достаточной точностью.

Если определение площади выявления локального обилия (в частности, покрытия) провести для всех видов сообщества, то для разных видов мы получим разные ее размеры (см. табл. 2).

Максимальная площадь выявления локального обилия даст нам участок, на котором выявится количественное участие в сообществе всех видов. Назовем этот участок ценоквантом, подчеркивая этим, что тут мы имеем дело с наименьшей пространственной единицей растительного покрова, которой можно дать обоснованную количественную характеристику. Таким образом, ценоквант — площадь выявления локального обилия всех видов сообщества, а тем самым площадь выявления количественного состава сообщества в данной «точке» и соотношений между видами.

Каковы же размеры ценокванта. Для ответа на этот вопрос был исследован ряд растительных сообществ.

1. Лисохвостно-разнотравный луг среднего уровня центральной поймы р. Юнь-Яги, правого притока р. Усы на северо-востоке Коми АССР. Наиболее обильные виды травостоя: *Alopecurus pratensis*, *Poa pratensis*, *Ranunculus boreale*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Achillea millefolium*. Моховой покров развит слабо.

2. Разнотравно-овечьеовсяницевый луг на плоской вершине гривы в центральной пойме того же района. К доминирующей *Festuca ovina* примешаны со значительным покрытием *Viola biflora*, *Carex vaginata*, *Ranunculus boreale*. Покрытие мохового покрова невелико.

3. Высокотравный луг на вершине гривы в центральной пойме того же района. Этот тип луга довольно близок к коренным лугам, мало измененным в результате пастьбы и сенокошения. В травостое доминируют *Polygonum bistorta*, *Thalictrum minus*, *Equisetum arvense*, *Trifolium lupinaster* и *Festuca ovina*. Моховой покров пятнистый; наиболее обильные виды: *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Hylocomium splendens*, *Climacium dendroides*.

4. Кочкарный луг с *Carex caespitosa* в том же районе. Абсолютным доминантом является осока, кочки которой высотой около 40 см и 30—40 см в диаметре. Из мхов обильны виды *Bryum*.

5. Гряда на аапа-болоте в долине р. Юнь-Яги. В моховом покрове преобладает *Sphagnum apiculatum* со значительным участием *Sph. magellanicum* и *Sph. robustum*. Хорошо развит кустарничковый ярус из *Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata* и *Ledum palustre*, велико покрытие *Rubus chamaemorus*.

6. Олиготрофная мочажина на Гусином болоте, расположенном в пределах Якшинского участка Печоро-Илычского заповедника, в верхнем течении р. Печоры. Доминируют *Sphagnum dusenii* и *Scheuchzeria palustris*.

7. Сосняк беломошник с брусникой на Якшинском участке Печоро-Илычского заповедника. В лишайниковом покрове доминируют *Cladonia sylvatica* и *Cl. rangiferina*. Кустарничково-травяной ярус очень редкий.

8. Сосняк черничник зеленомошный на том же участке. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. В моховом покрове наиболее обильны *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* и *Sphagnum nemoreum*.

ТАБЛИЦА 2

Площади выявления локального покрытия видов лисохвостно-разнотравного луга

Вид	Среднее покрытие	Площадь выявления локального покрытия (число площадок 25×25 см)
Alopecurus pratensis	13.6	30
Poa pratensis	4.3	26
Ranunculus boreale	3.9	24
Viola epipsila	3.6	58
Geum rivale	5.3	93
Filipendula ulmaria	3.8	60
Achillea millefolium	7.4	58
Taraxacum officinale	2.2	32
Alchemilla sp.	3.3	63
Rumex acetosa	1.8	19
Trollius europaeus	1.2	67
Galium boreale	0.5	23
Poa alpina	2.6	53
Veratrum lobelianum	1.2	130
Galium uliginosum	0.1	4
Lathyrus pratensis	0.4	7
Thalictrum minus	< 0.1	3
Anthriscus sylvestris	0.7	35
Heracleum sibiricum	1.4	99
Polygonum bistorta	1.0	40
Stellaria calycantha	< 0.1	3
Anthoxanthum alpinum	0.2	17
Carex sabinensis	0.1	11
Geranium albiflorum	1.3	109
Cirsium heterophyllum	2.3	134
Veronica longifolia	< 0.1	2
Myosotis palustris	0.1	2
Sagina saginoides	0.1	3
Ranunculus repens	0.4	39
Solidago virgaurea	0.2	27
Poa annua	0.4	55
Cerastium arvense	0.2	3
Moehringia lateriflora	0.1	5
Galium palustre	< 0.1	2
Viola biflora	0.2	36
Sanguisorba officinalis	1.5	33
Stellaria graminea	0.1	2
Dianthus superbus	0.2	11
Vicia sepium	0.1	11
Senecio octoglossum	< 0.1	3
Polygonum viviparum	< 0.1	2
Valeriana officinalis	< 0.1	3
Luzula multiflora	< 0.1	3
Festuca ovina	< 0.1	2
Pachypleurum alpinum	0.1	7
Selaginella selaginoides	<0.1	3
Ranunculus monophyllus	0.5	16
Galium densiflorum	0.1	6
Chrysosplenium alterniflorum	<0.1	2
Hypnum lindbergii	1.7	31
Mnium longirostre	1.2	17

9. Сосняк багульниковый зеленомошный на том же участке. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Ledum palustre*, высока примесь черники, брусники и голубики. В моховом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi*.

На всех лесных участках учитывалось покрытие лишь видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Результаты работы приведены в табл. 3. Как показывают приведенные данные, размеры ценокванта определяются в основном видами, имеющими среднее покрытие (около 2—5%), но распределенными очень неравномерно по площади сообщества. Редкие виды обычно имеют небольшую площадь

выявления локального покрытия. Связано это с тем, что при малом среднем покрытии допустимая ошибка (0.5 класса покрытия) может составлять 50 и даже 100% от средней, а вся амплитуда варьирования часто не превышает 2—3 классов покрытия. У *Sphagnum dusenii* в олиготрофной мочажине анализировалось распределение не самого покрытия, а промежутков между растениями этого вида, так как в этом случае мы имеем дело со слитным распределением (Фрей, 1968).

ТАБЛИЦА 3

Размеры ценокванта и определяющие его виды в ряде луговых, болотных и лесных сообществ

Участок	Размеры элементарных площадок, (в см)	Число видов	Виды, определяющие размер ценокванта; в скобках — покрытие в процентах и необходимое число площадок	Размер ценокванта (в м²)
Лисохвостно-разнотравный луг	25×25	51	*Cirsium heterophyllum* (2%, 134), *Veratrum lobelianum* (1%, 130), *Heracleum sibiricum* (1%, 99)	8.5
Разнотравно-овечьеовсяницевый луг	25×25	57	*Climacium dendroides* (5%, 178)	11
Высокотравный луг . .	25×25	56	*Climacium dendroides* (3%, 265), *Hylocomium splendens* (10%, 139)	16
Кочкарный осоковый луг	50×50	79	*Hylocomium splendens* (10%, 191)	48
Гряда на аапа-болоте	25×25	21	*Sphagnum robustum* (15%, 112), *Sph. magellanicum* (15%, 105)	7
Олиготрофная мочажина	25×25	4	*Sphagnum dusenii* (95%, 21), *Scheuchzeria palustris* (7%, 18)	1.5
Сосняк беломошник . .	50×50	30	*Antennaria dioica* (5%, 110)	28
Сосняк черничник зеленомошный	50×50	25	*Sphagnum nemoreum* (15%, 144), *Sph. angustifolium* (5%, 120)	36
Сосняк багульниковый зеленомошный	50×50	33	*Juniperus communis* (2%, 141), *Sphagnum nemoreum* (2%, 122), *Cladonia rangiferina* (8%, 118)	35

Наименьшие размеры имеет ценоквант в олиготрофной мочажине. В условиях однородного маловидового сообщества достаточно площади в 1—2 м², чтобы оценить количественно участие всех видов. Гряда аапа-болота имеет уже больший размер ценокванта (5—10 м²), но объясняется это тем, что сфагновый покров здесь пятнистый; кроме основного доминанта — *Sphagnum apiculatum*, довольно высокое обилие имеют *Sph. magellanicum* и *Sph. robustum*. На олиготрофных грядах, где моховой покров образован одним видом (*Sph. fuscum* или *Sph. magellanicum*), размеры ценокванта будут, по-видимому, меньше. Следует напомнить, что одна из классических работ в области болотной геоботаники — «Растительность верховых болот русской Прибалтики» И. Д. Богдановской-Гиенэф (1928), построена на основании описания площадок в 1 м², что в свете полученных нами данных оказывается правильным.

В луговых сообществах площадь ценокванта оказывается равной 10—20 м² и лишь на кочкарном осоковом лугу достигает 50 м². В последнем типе сообществ мы имеем дело с гораздо более крупным доминантом, что и определяет большие размеры элементарной пространственной единицы. В лесных сообществах (для нижних ярусов) размер ценокванта около 25—40 м², что определяется довольно крупными размерами кустарничков и пятнистостью мохово-лишайникового яруса. На размере ценокванта могло сказаться и то, что в лесу были использованы элементарные площадки большего размера. Но это казалось нам необходимым.

Естественно, что определение размеров ценокванта в лесных сообществах должно базироваться и на данных о древостое, но здесь нужен несколько иной подход. Прежде всего следует условиться, какие признаки древостоя и как мы желаем учесть. Требования к ценокванту не должны быть чрезмерными. Ценоквант дает лишь возможность установить, что растет в данном месте. Некоторые признаки, например возрастная структура древостоя, требуют для точного определения большой совокупности деревьев и могут быть оценены по серии сходных ценоквантов. Минимальная характеристика древостоя — это его формула типа 5С3Е2Б. Для того чтобы эта формула имела реальный смысл, нужно на пробной площади определить достаточно точно число стволов каждой породы.

Работа по определению площади выявления локального обилия древостоя была проведена в елово-березовом сфагново-зеленомошном лесу на междуречье рр. Усы и Юнь-Яги. Этот район находится в подзоне северной тайги, вблизи северной границы леса, примерно в 40—50 км к западу от Полярного Урала. Лес коренной, но мелкоствольный. Средняя высота деревьев около 10 м, преобладающий диаметр стволов 10—15 см. На участке в 0.5 га было заложено 800 примыкающих друг к другу площадок размерами 2.5×2.5 м. На каждой площадке подсчитывалось число стволов березы и ели. Нам нужно определить с достаточной точностью не среднее число стволов на элементарной площадке, так как эта величина является функцией размеров площадки и большого смысла не имеет, а суммарное число стволов в совокупности таких площадок. Ошибка суммы равна (Щиголев, 1969):

$$m\left(\sum x\right)=\sigma\sqrt{\frac{n}{3}}.$$

Будем считать, что эту сумму нам нужно определить с допустимой ошибкой в 10%, тогда

$$m_{\text{доп.}}=\frac{\Sigma x}{10}.$$

С увеличением объема выборки в k раз ошибка увеличится и будет равна $m(\sum x)'=\sigma\sqrt{\frac{nk}{3}}$, а $m'_{\text{доп.}}=\frac{(\Sigma x)k}{10}$. Но отношение этих ошибок уменьшится в $\sqrt{k}$ раз, что и позволяет достигнуть заданной точности, увеличивая выборку. Вначале было взято 8 выборок по 5×5 площадок, но ошибка суммы превысила допустимую примерно в 2 раза. Тогда были взяты выборки 10×10 площадок. Они дали для числа стволов ели ошибку суммы от 3.64 до 4.72 стволов, а допустимая ошибка составляла 4.3—5.8 ствола. Этой площади уже хватает с избытком для определения численности ели. Для березы выборка 10×10 площадок дает ошибку суммы от 3.94 до 5.50 стволов, а допустимая ошибка составляет 6.2—8.6 ствола, что говорит о том, что и для березы этой площади вполне достаточно. Отсюда можно сделать вывод, что на площадке порядка 20 ×20 м (64 площадки 2.5×2.5 м) можно довольно точно определить численность стволов деревьев и вывести обоснованное их соотношение. На такой площадке в исследованном сообществе произрастает около 50 стволов ели и около 70 стволов березы.

Итак, мы нашли размеры ценокванта в разных типах растительности. Площадки, имеющие размеры одного порядка с ценоквантом, как уже говорилось, дают возможность определить количественное участие всех видов. Этот размер площадок обусловливает принципиальный качественный скачок, так как площадь менее ценокванта не имеет достаточно определенного количественного состава растительности. Ценокванты уже можно классифицировать, так как они достаточно полно представляют растительность в данной «точке». Признаки, которые у них выявляются, позволяют относить их к определенным ассоциациям и более высоким таксономическим единицам. Именно их и нужно классифицировать, так как более крупные участки растительного покрова нередко оказы-

ваются сборными. Они могут включать виды, которые в действительности вместе не растут. Такие участки могут быть неоднородны и по условиям среды. Рассматривая в целом крупную пробную площадь, мы часто усредняем качественно различные участки.

Нередко высказываемое положение о том, что основным объектом фитоценотической классификации является фитоценоз, на наш взгляд, неверно. Из-за своей пространственной неоднородности, а это нередкое явление, фитоценозы могут иметь довольно широкую амплитуду варьирования растительности. Разные участки таких фитоценозов могут быть отнесены к разным ассоциациям. Более того, фитоценозы по сути дела чаще всего и не были объектами таких классификаций. По ассоциациям и формациям распределяли не фитоценозы целиком, а пробные площади, т. е. более или менее однородные их участки.

При изучении связи растительности со средой также предпочтительнее участки одного порядка с ценоквантом. На меньших площадках связи могут быть слабыми за счет громадного случайного варьирования и растительности, и среды. На слишком крупных площадках связи снова ослабевают из-за усреднения неоднородной растительности и среды в пределах таких площадок. Видимо, именно ценокванты покажут наиболее тесные связи растительности с факторами среды.

Ценоквант — не площадь выявления фитоценоза. Он выявляет растительность лишь в данной «точке», в своих пределах. Отдельные ценокванты в пределах одного фитоценоза могут отличаться друг от друга весьма существенно, и не один из них не представляет весь фитоценоз.

Можно определить очень большое число различных площадей выявления, о чем писал еще Раменский (1925, 1938), хотя фактически он имел в виду выборки выявления. Мы уже говорили о площади выявления локального обилия. Можно представить себе и площадь выявления среднего обилия вида в фитоценозе, площадь выявления амплитуды обилия вида, его дисперсии и т. п. Не все эти площади всегда существуют, точнее имеют конечные размеры. В пространственно неоднородных (клинальных) фитоценозах, даже при значительных их размерах, некоторые признаки не выявляются, т. е. не могут быть определены с достаточной точностью. Не все эти площади одинаково важны, некоторые из них имеют только академический интерес. Одну из важных, а именно площадь выявления локального обилия всех видов или, иначе говоря, площадь выявления количественного состава растительности в данной «точке» и предлагается для краткости называть ценоквантом.

Аналогичное понятие существует в почвоведении и носит название педон (Johnson, 1963). Педон определяют как наименьший объем, который может быть назван почвой (Knox, 1965). Это первичная почвенная единица, объект почвенной классификации. Почвоведы определяют размеры педона в 1—10 м^2, но установлены они в основном умозрительно, без специальных исследований. Интересную работу по выявлению размеров педона (почвенного индивидуума) провел Ф. И. Козловский (1970). Он определял автокорреляцию между значениями какого-нибудь почвенного признака в точках, находящихся на определенном расстоянии друг от друга, а затем составлял график изменения коэффициента автокорреляции в зависимости от расстояния между точками опробования. Расстояние, при котором коэффициент автокорреляции становится равным нулю, принималось за поперечник почвенного индивидуума. Считают, что в случае циклического варьирования свойств почв педон включает половину цикла (Arnold, 1964). Аналогом фитоценоза в почвоведении служит полипедон или элементарный почвенный ареал (Фридланд, 1965). Полипедон определяют как совокупность смежных педонов, относящихся к одной почвенной разности, окруженную педонами другого типа или непочвенными образованиями (Johnson, 1963; van Wambeke, 1966; Knox, 1965). В ландшафтоведении иногда пользуются близким понятием «тессера», размеры которой определяются той минимальной площадью, на которой

можно тем или иным путем получить определенные данные об изучаемых свойствах объекта (Александрова, 1972).

В определении педона подчеркиваются две стороны: это объем почвы, связанный взаимодействиями по вертикали и горизонтали, и в то же время обладающий выраженностью всех признаков. Возможно, у почв наблюдается это совпадение, но в принципе это совершенно различные явления. Совокупность растений, связанных непосредственными взаимными влияниями, В. С. Ипатов (1966) назвал ценоячейкой. В связи с тем, что у растений нет приспособлений для передачи воздействий на большие расстояния по горизонтали, размеры ценоячейки обычно невелики. Она включает какую-либо особь, выбранную за центр, и непосредственно окружающие ее. В пределах ценоячейки растения связаны друг с другом довольно тесно, что позволяет рассматривать ее как определенное целостное образование. Но в то же время состав ценоячейки в известной мере неопределенен, количественные соотношения видов довольно случайны. По одной ценоячейке трудно судить, с какого рода растительностью мы имеем дело. Количественный состав растительности выявляется только в пределах ценокванта, размеры которого гораздо больше размеров ценоячейки. Но в пределах ценокванта уже нет той целостности и взаимозависимости растений, которая свойственна ценоячейке. Достаточно удаленные участки ценокванта могут совершенно не зависеть друг от друга.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1972). Симпозиум «Топология геосистем-71» (Иркутск 14—18 IX 1971). Бот. ж., 57, 6. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1928). Растительность верховых болот русской Прибалтики. Тр. Петергофск. естеств.-научн. инст., 5. — Василевич В. И. (1970а). Пространственная однородность растительных сообществ и методы ее оценки. Бот. ж., 55, 3. — Василевич В. И. (1970б). Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ. В сб.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир. — Василевич В. И. (1971). Площадь выявления локального обилия и понятие о ценокванте. В сб.: Количественные методы анализа растительности, 2. Рига. — Ипатов В. С. (1966). О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. Вестн. ЛГУ, 15. — Козловский Ф. И. (1970). Почвенный индивидуум и методы его определения. В сб.: Закономерности пространственного варьирования свойств почв и информационно-статистические методы их изучения. — Малышев Л. И. (1972). Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях. Бот. ж., 57, 2. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Смирнов Н. В., И. В. Дунин-Барковский. (1959). Краткий курс математической статистики для технических приложений. — Уилкс С. (1967). Математическая статистика. — Фрей Т. Э. А. (1968). Некоторые математические и фитоценотические аспекты изучения характера размещения в фитоценозе. Уч. зап. Тартуск. унив., 211. — Фридланд В. М. (1965). О структуре (строении) почвенного покрова. Почвоведение, 4. — Щиголев Б. М. (1969). Математическая обработка наблюдений. 3-е изд. — Archibald E. E. A. (1949). The specific character of plant communities. J. Ecol., 37, 2. — Arnold R. W. (1964). Cyclic variation and the pedon. Soil Sci. Soc. Amer. Proceed., 28, 6. — Cain S. A. (1938). The species-area curves. Amer. Midland Naturalist, 19, № 2. — Goodall D. W. (1961). Objective methods for the classification of vegetation. IV. Pattern and minimal area. Austr. J. Bot., 9, 2. — Johnson W. M. (1963). The pedon and the polypedon. Soil Sci. Soc. Amer. Proceed., 27, 2. — Knox E. G. (1965). Soil individuals and soil classification. Soil Sci. Soc. Amer. Proceed., 29, 1. — Suominen J. (1969). The plant cover of Finnish railway embankments and the ecology of their species. Ann. Bot. Fenn., 6, 3. — Wambeke A. van. (1966). Soil bodies and soil classification. Soils a. Fertilizers, 29, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 7 II 1973).

SUMMARY

A coenoquant is a minimal plot within a plant community that allows to measure a local abundance of all species. The size of a coenoquant is about 10 m^2 in meadow communities, about 7 m^2 in a ridge of peat bog and about 1.5 m^2 in its hollow. Its size is 20×20 m for tree layer and about 40 m^2 for field and ground layers in a forest. A coenoquant must be the basic object of vegetation classification; it is most suitable for the vegetation-environment analysis.

УДК 552 (571.5) 581.9

М. М. Иванова

О ПРИУРОЧЕННОСТИ РАСТЕНИЙ К ГОРНЫМ ПОРОДАМ НА СТАНОВОМ НАГОРЬЕ

M. M. IVANOVA. ON THE ASSOCIATION OF PLANTS WITH CERTAIN ROCKS IN THE STANOVOJE NAGORJE REGION

Растения, приуроченные к горным породам на Становом нагорье, делятся на 2 группы: предпочитающие карбонатные субстраты — кальцефилы и избегающие их — кальцефобы. Кальцефилы и кальцефобы представлены преимущественно разными родами, реже разными семействами. Близкородственные виды обычно или только кальцефильны, или только кальцефобны.

Количество кальцефилов превышает количество кальцефобов. Кальцефилия чаще встречается у более широко распространенных растений, а также у видов, приуроченных к горам Южной Сибири. Она способствовала преодолению растениями географической изоляции гор. Кальцефобы обильны среди растений, отличающихся более или менее сплошным распространением к северо-востоку от Станового нагорья.

Во время полевых экспедиционных работ на Становом нагорье в 1965—1967 и в 1969 гг. нам неоднократно приходилось отмечать флористическое своеобразие участков гор, расположенных в непосредственной близости друг к другу, но сложенных различными горными породами. Впрочем, различия растительности и флоры улавливались лишь на резко отличающихся по химическому составу горных породах — кислых — гранитах и гнейсах, с одной стороны, и основных — известьсодержащих, с другой.

Материалы этих наблюдений нашли отчасти отражение в монографии коллектива авторов «Высокогорная флора Станового нагорья» (1972), где в аннотированном списке видов для ряда растений отмечалась приуроченность к известьсодержащим породам.

В настоящей статье мы подводим итоги наших наблюдений о приуроченности тех или иных видов к горным породам и проводим систематический и ботанико-географический анализ фактических данных.

1. СВЯЗЬ ВИДОВ ФЛОРЫ СТАНОВОГО НАГОРЬЯ С ГОРНЫМИ ПОРОДАМИ

Как известно, граниты и гнейсы дают в результате выветривания кремнезем, почти лишенный оснований. Продукты выветривания основных, особенно известьсодержащих пород, богаты основаниями, в частности кальцием. Как отмечалось неоднократно многими авторами, некоторые растения обнаруживают к солям кальция особенную «приверженность». Зависимость растительности и флоры от состава горных пород проявляется особенно четко там, где они залегают близко к поверхности почвы в условиях континентального климата, когда небольшое количество осадков не приводит к быстрому выщелачиванию субстрата. Поэтому, рассматривая приуроченность растений к горным породам, мы в основном ориентировались на те виды, которые произрастают в высокогорьях на щебнистых и каменистых местообитаниях.

Из 602 видов флоры Станового нагорья на щебнистых субстратах отмечено не менее 435 растений, и только 167 нуждаются для своего суще-

ствования в достаточно развитых почвах. Это в основном не высокогорные, а преимущественно лугово-лесные и болотные растения, встречающиеся и выше границы леса: *Thalictrum minus*, *Aconitum septentrionale*, *Veronica longifolia* и др.

Из растений щебнистых субстратов примерно 272 вида не обнаруживают какой бы то ни было приуроченности к горным породам или эта приуроченность сомнительна. Остальные 163 делятся на 2 противоположные группы: растения, предпочитающие карбонатные субстраты, — кальцефилы и растения, избегающие их, — кальцефобы.

Из состава обеих групп мы исключили «придаточные» виды, заходящие в высокогорья из ниже расположенных поясов гор (Малышев, 1965), чтобы иметь дело только с растениями, тесно связанными с условиями высокогорий. В результате нами выявлено 55 кальцефобов и 83 кальцефила. Однако прежде чем перейти к их подробной характеристике остановимся вкратце на «кальцефильных» растениях из группы придаточных видов. Эти растения не связаны по существу с химизмом карбонатных пород. Они свойственны просто щебнистым (не обязательно карбонатным) субстратам лесостепей и степей равнин. Связь их с карбонатами в высокогорьях обусловлена более благоприятными температурными условиями и хорошим дренажом склонов, сложенных известняками. К таким растениям относятся *Poa botryoides*, *Carex macroura*, *Silene jenisseensis*, *Thalictrum foetidum*, *Amblyonotus obovatus*, *Crepis tenuifolia* и др. Лишь некоторые придаточные виды и на равнинах приурочены к известнякам *Cypripedium guttatum*, *C. macranthum*, *Gymnadenia conopsea*, *Carex alba*, *Cotoneaster uniflora*, *Corydalis paeonifolia*, *Delphinium cheilanthum*. В отличие от придаточных, горно-степные (криофильно-степные) виды, имеющие свой экологический оптимум вблизи верхней границы леса и приуроченные к карбонатосодержащим породам, с полным основанием можно оставить в списке кальцефилов.

В связи с тем, что известьсодержащие породы по площади уступали кислым, у нас была возможность больше наблюдать растения именно на кислых породах. Поэтому нет оснований думать, что число кальцефилов завышено.

Кальцефильность большинства кальцефильных видов удалось оценить по трехбалльной шкале. Баллом 1 отмечались виды, обычные как на карбонатных, так и на кислых породах, но более обильные на карбонатах; баллом 2 — растения, редко встречающиеся на кислых породах, и баллом 3 — не встречающиеся на кислых породах или обнаруживаемые там только в виде исключения. Наиболее сложно оказалось выделить группу, оцениваемую баллом 1. Чаще такие виды попадали в число сомнительных и во избежание завышения количества кальцефилов исключались из списка. Наибольшей кальцефильностью (оценка 3) отличаются 20 видов, оценку 2—3 имеют 16 видов, оценку 2 — 12, оценку 1—2 — 13 и оценку 1 — 4. Таким образом, явно предпочитающих карбонаты и избегающих кислые породы растений (с кальцефильностью от 2 до 3 баллов) оказалось 48, у остальных (17 из 65 рассмотренных) приуроченность к карбонатным породам выражена гораздо меньше.

Приводим списки кальцефилов и кальцефобов. У первых после названия видов цифрой обозначена степень калоцефильности (за исключением видов, для которых определение балла пока затруднительно).

Кальцефилы

Asplenium ruta-muraria L., 3
A. viride Huds., 3
Cryptogramma stelleri (Gmel.) Prantl
Cystopteris filix-fragilis (L.) Borbás, s. l., 1—2
Woodsia glabella R. Br., 2—3
Hystrix sibirica (Trautv.) Kuntze
Festuca hubsugulica Krivot., 2—3
Poa alpina L.
Ptilagrostis mongholica (Turcz.) Griseb., 2
P. junatovii Grub.
Trichophorum uniflorum (Trautv.) Karav., 3
Kobresia bellardii (All.) Degl., 1—2
K. bipartita Dalla Torre, 3
Carex atrofusca Schkuhr, 1—2
C. glacialis Mackenzie, 2—3
C. jacutica V. Krecz., 1
C. macrogyna Turcz. ex Steud., 2—3

C. malyschevii Egor., 1
C. melanocephala Turcz. ex Bess.
C. nanella Ohwi, 1—2
C. rupestris Bell. ex All., 3
C. stenocarpa Turcz. ex V. Krecz., 1—2
C. trautvetteriana Kom., 3
Tofieldia cernua Smith, 3
T. coccinea Rich., 2
Salix alaxensis Cov., 2—3
S. arctica ssp. *torulosa* (Trautv.) A. Skvorts., 2
S. jenisseensis (Fr. Schmidt) Floder., 1—2
S. nasarovii A. Skvorts., 1
S. recurvigemmis A. Skvorts., 3
S. reticulata L., 2—3
S. vestita Pursch, 2—3
Stellaria petraea Bunge
Gypsophila sambukii Schischk., 2—3
Thalictrum alpinum L., 2—3
Papaver croceum Ledeb., 3
Eutrema edwardsii R. Br., 2—3
Torularia humilis (C. A. Mey.) O. E. Schulz, 3
Braya rosea (Turcz.) Bunge, 2—3
B. siliquosa Bunge, 3
Smelowskia bifurcata (Ledeb.) Botsch., 2
Arabis umbrosa Turcz., 1—2
Parrya nudicaulis (L.) Regel, 2
Draba kamtschatica Andrz.
D. lanceolata Royle
D. nivalis Liljebl.
D. ochroleuca Bunge, 2
D. turczaninovii Pohle et N. Busch, 2—3
Potentilla biflora Willd., 1—2
Dryas crenulata Juz., 3
D. grandis Juz., 1—2
D. octopetala L., s. l., 3
D. punctata Juz., 1—2
Caragana jubata (Pall.) Poir., 2—3
Astragalus alpinus L.
A. kaufmannii Kryl., 1—2
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz., 1—2
O. alpicola Turcz., 2
O. heterotricha Turcz., 3
Hedysarum dasycarpum Turcz., 2
Phlojodicarpus villosus Turcz.
Arctous alpina (L.) Niedenzu, 3
A. erythrocarpa Small, 3
Rhododendron adamsii Rehd., 2—3
Androsace bungeana Schischk. et Bobr., 2—3
Gentiana uniflora Georgi
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge, 2
Dracocephalum fragile ssp. *crenatum* Vodop.
Pedicularis adamsii Hult., 2
P. tristis Pall., 3
Pinguicula alpina L.
Erigeron silenifolius (Turcz.) Botsch.
Leontopodium ochroleucum Beauv., 3
Dendranthemum zawadskii (Herbich) Tzvel.
Artemisia borealis Pall., 1.
Nardosmia gmelinii (Turcz.) DC.
Senecio jacuticus Schischk., 3
S. resedifolius Less., 3
Saussurea baicalensis (Adams) Róbins., 2
S. lenensis M. Pop., 2
S. schanginiana (Wydl.) Fisch. ex Herd., 2—3
Crepis nana Richards.
C. polytricha (Ledeb.) Turcz., 1—2

Кальцефобы

Dryopteris fragrans (L.) Schott
Lycopodium selago L.
Calamagrostis korotkyi Litv.
C. lapponica (Wahl.) Hartm.
Hierochloë alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.
Poa arctica R. Br.
P. smirnovii Roshev.
Carex eleusinoides Turcz. ex Kunth
C. ensifolia Turcz. ex Gorodk.
C. globularis L.
C. tripartita All.
C. williamsii Britt.
Luzula confusa Lindb.
L. nivalis Laest. ex Spreng.
L. unalaschkensis ssp. *kamtschadalorum* (Sam.) A. Tolm.
L. parviflora ssp. *melanocarpa* (Michx.) A. Tolm.
Salix divaricata Pall.
S. sphenophylla A. Skvorts.
Polygonum riparium Georgi
P. tripterocarpum A. Gray
Claytonia eschscholtzii Cham.
C. sarmentosa C. A. Mey.
Stellaria peduncularis Bunge
S. umbellata Turcz.
Cerastium lithospermifolium Fisch.
Minuartia arctica (Stev.) Aschers. et Graebn.
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozh.
G. saxatilis (Turcz.) Kozh.
Aquilegia amurensis Kom.
Cardamine bellidifolia L.
Rhodiola rosea L.
Saxifraga brachypetala Malysch.
S. dahurica Willd.
S. melaleuca Fisch.
Ribes fragrans Pall.
Sorbaria pallasii (G. Don) Pojark.
Potentilla adenotricha Vodop.
P. elegans Cham. et Schlecht.
P. inquinans Turcz.
Novosieversia glacialis (Adam) F. Bolle
Chamaenerium latifolium (L.) Th. Fr. et Lange
Empetrum sibiricum V. Vassil.
Angelica saxatilis Turcz.
Ledum palustre L.
L. decumbens (Ait.) Small
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don
C. tetragona (L.) D. Don
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai
Gentiana algida Pall.
Polemonium pseudopulchellum V. Vassil.
Erigeron eriocalyx (Ledeb.) Vierh.
Artemisia lagocephala (Fisch.) DC.
Senecio atripurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.
Saussurea subacaulis (Ledeb.) Serg.
S. poljakovii Glehn
Taraxacum pseudonivale Malysch.

Немногочисленные сведения о видовом составе растений на выходах основных, но некарбонатных пород позволяют сравнивать их флору с флорой известняков.

Оказалось, что на хлорит-серицитовых, кварц-биотитовых и кварц-мусковитовых сланцах, диабазах, базальтах и вулканических лавах

Станового нагорья встречаются обычно те же растения, что и на известь-содержащих породах. Многие из этих видов отмечены также на некарбонатных аргиллитах, алевропилитах, сланцах и песчаниках в высокогорьях Сунтар-Хаята в системе Верхоянских гор (Юрцев, 1968).[1] Таким образом, группа кальцефильных растений включает значительное число видов, которые не обнаруживают особой зависимости от карбонатности породы, но встречаются и на других, преимущественно основных породах, не всегда содержащих соли кальция.

На Становом нагорье только 3 вида не встречались ни разу ни на каких других породах, кроме известняков, — *Trichophorum uniflorum*, *Kobresia bipartita* и *Dryas crenulata*.

Наряду с кальцефилами на основных (не карбонатных) породах Станового нагорья встречается также много кальцефобов. Часть их приводит также Б. А. Юрцев (1968) для некарбонатных пород (как кислых, так и основных) высокогорий Сунтар-Хаята.

Таким образом, виды, избегающие карбонатные субстраты, можно с полным основанием считать истинными кальцефобами, т. е. отрицательно относящимися именно к кальцию. Они приурочены не только к кислым породам, но хорошо приспосабливаются и ко всем другим, не содержащим этого элемента.

2. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПЕКТР КАЛЬЦЕФИЛОВ И КАЛЬЦЕФОБОВ

Кальцефильные виды относятся к 28 семействам и 65 родам. Общее число семейств и родов во флоре Станового нагорья соответственно 53 и 213. Кальцефилия выражена в той или иной мере во всех основных семействах, представленных на Становом нагорье. Однако не всегда богатые видами семейства имеют много кальцефилов. Поэтому спектр кальцефилов не совпадает с семейственным спектром всей флоры.

Ниже в левой колонке расположены семейства в порядке убывания числа кальцефилов. В правой колонке — семейства в порядке убывания общего числа видов (без группы придаточных растений).

Кальцефилы		Вся флора	
Cyperaceae	13	*Cyperaceae*	47
Cruciferae	12	*Compositae*	42
Compositae	12	*Gramineae*	32
Leguminosae	7	*Caryophyllaceae*	25
Salicaceae	7	*Cruciferae*	24
Rosaceae	5	*Salicaceae*	23
Gramineae	5	*Leguminosae*	23
Caryophyllaceae	3	*Saxifragaceae*	23
Ranunculaceae	2	*Rosaceae*	21
Papaveraceae	2	*Ranunculaceae*	19

Лишь у семейства осоковых место во главе семейственного спектра имеется в том и другом случае. Отчасти сохраняется среди кальцефилов главенствующая роль семейств сложноцветных и ивовых; богатство видами более или менее соответствует у них богатству кальцефилами. Однако не особенно богатые видами крестоцветные представлены почти наполовину кальцефилами, бобовые — примерно на одну треть, тогда как богатое видами семейство злаков содержит только 5 кальцефилов.

Рассмотрим теперь родовые спектры кальцефилов (левый столбик) и высокогорной флоры в целом (правый).

Carex	10	*Carex*	34
Salix	7	*Salix*	23
Draba	5	*Saxifraga*	19
Dryas	4	*Draba*	13
Oxytropis	3	*Pedicularis*	10
Saussurea	3	*Oxytropis*	10
Kobresia	2	*Poa*	9
Crepis	2	*Saussurea*	8

[1] Примечательно, что в горах северо-востока Якутии некоторые виды, например *Senecio jacuticus*, приурочены к кислым породам.

Как и в случае семейственных спектров, мы видим сохранение главенствующей роли родов *Carex*, *Salix*, *Draba* и *Oxytropis*. Однако довольно богатый видами род *Saxifraga*, отражающий сугубо «высокогорный» характер нашей флоры, практически не имеет кальцефилов, мало их и в «высокогорном» роде *Pedicularis* (2).

Кальцефилия проявляется заметно в родах *Woodsia*, *Asplenium*, *Ptilagrostis*, *Kobresia*, *Tofieldia*, *Gypsophila*, *Thalictrum*, *Braya*, *Dryas*, *Astragalus*, *Arctous*, *Rhododendron*, *Pinguicula*, *Leontopodium*, *Nardosmia*, *Crepis*.

Интересно отметить, что в пределах родов, богатых кальцефилами, кальцефобы отсутствуют. Относительно родов *Carex* и *Salix* можно сказать, что в них кальцефилы явно преобладают, а в пределах секций, в которых развита кальцефилия, кальцефобы, как правило, не встречаются.

Кальцефилия внутри рода *Carex* представлена в секциях *Loxaniza*, *Orphinascus*, *Chartoteuchium*, *Auniera*, *Lamprochlaenia*, *Pompholyx*; в роде *Salix* в секциях *Glabrella*, *Chamaetia*, *Retusae*, *Villosae*, *Lanatae*. Лишь в одном случае для осок и в одном случае для ив отмечается присутствие в пределах одной секции как кальцефильного, так и кальцефобного вида.

Кальцефобов в 1.5 раза меньше, чем кальцефилов; естественно, что они представлены в меньшем числе семейств (23) и родов (41). Семейственный спектр кальцефобов еще больше не совпадает со спектром всей флоры.

Кальцефобы

Caryophyllaceae	7	*Compositae*	5
Cyperaceae	5	*Rosaceae*	5
Gramineae	5	*Ericaceae*	5
Saxifragaceae	5	*Juncaceae*	4

Среди кальцефобов господствуют гвоздичные — не очень богатое видами семейство, занимающее в общем списке семейств высокогорной флоры лишь четвертое место.

Богатые видами семейства осоковых, злаков и сложноцветных вряд ли отличаются по числу кальцефобов от более бедных семейств камнеломковых и вересковых, кальцефобность которых представлена соответственно одной пятой и половиной видов.

Крайне мало кальцефобов в таких довольно богатых видами семействах, как ивовые (2 вида из 23), лютиковые (1 вид из 19) и совершенно отсутствуют они у бобовых, насчитывающих 23 вида, и норичниковых, представленных 17 видами.

Зато имеется ряд довольно мелких по общему числу видов семейств, где имеются кальцефобы: *Lycopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Portulacaceae*, *Crassulaceae*, *Onagraceae*, *Polemoniaceae*. Интересно отметить, что в этих семействах случаев несомненной кальцефилии мы не отмечали.

Перечислим роды, более богатые кальцефобами: *Saxifraga* (5 из 19), *Luzula* (4 из 7), *Claytonia* (2 из 3), *Gastrolychnis* (2 из 3), *Polygonum* (2 из 4), *Minuartia* (2 из 5), *Stellaria* (2 из 6), *Calamagrostis* (2 из 6), *Potentilla* (3 из 10), *Poa* (2 из 10), *Carex* (5 из 34), *Salix* (2 из 23). Этот список резко отличается от родового спектра всей высокогорной флоры. Богатые видами роды *Carex* и *Salix* занимают по числу кальцефобов последнее место. На первом месте оказывается род *Saxifraga*. Относительно богаты кальцефобами маловидовые роды *Luzula*, *Claytonia*, *Polygonum*, *Minuartia*, *Gastrolychnis*.

Кальцефобы внутри рода *Carex*, где преобладают кальцефилы, представлены в секциях *Leptovignea* подрода *Vignea*; *Leimonastes*, *Campylorhina* и *Caricella* подрода *Eucarex*, а также (наряду с кальцефилом) в секции *Onkerma*. В роде *Salix* кальцефобы относятся к секции *Arbuscula* и (наряду с одним кальцефилом) к секции *Glaucae*.

Сопоставление семейственных и родовых спектров кальцефилов и кальцефобов дает возможность сделать некоторые выводы.

Кальцефилия и кальцефобия развиты, как правило, в разных семействах. Преимущественно кальцефильны семейства *Polypodiaceae*, *Cype-*

raceae, *Salicaceae*, и особенно *Cruciferae* и *Leguminosae*, кальцефобны — *Saxifragaceae*, *Juncaceae*, *Portulacaceae*, *Ericaceae*.

Отношение отдельных родов к тому или другому типу пород более строгое. Обычно в родах, богатых кальцефилами, не бывает кальцефобов, а в родах, богатых кальцефобами, как правило, не бывает кальцефилов. В отношении ряда родов мы не можем говорить только о кальцефилии или кальцефобии. Так, в родах *Potentilla*, *Gentiana*, *Artemisia*, *Senecio* и *Saussurea* отмечаются как кальцефилы, так и кальцефобы. Однако и здесь кальцефилы и кальцефобы относятся к разным подродам, секциям или по крайней мере рядам.

В заключение разбора семейственных и родовых спектров видов, приуроченных к горным породам, отметим, что в некоторых семействах ни кальцефилия, ни кальцефобия не проявились вообще или очень слабо: у березовых, лютиковых, фиалковых, зонтичных, грушанковых и жимолостных. Большинство представителей этих семейств требует достаточного количества мелкозема и избегает щебнистых субстратов. Поэтому тесной связи с составом горных пород они не обнаруживают.

3. РОЛЬ КАЛЬЦЕФИЛОВ И КАЛЬЦЕФОБОВ В ГЕНЕЗИСЕ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ СТАНОВОГО НАГОРЬЯ

Как мы показали выше, связь с составом горных пород обнаруживают преимущественно растения каменистых субстратов, какими в высокогорьях являются собственно альпийские, аркто-альпийские и в широком смысле монтанные (общегорные) виды. Заходящих в высокогорья (придаточных) растений в рассматриваемой группе немного. Их мы исключили совсем, и оказалось, что виды, связанные с химизмом субстрата, составляют 32.7% высокогорной флоры (также взятой без придаточных видов), в том числе кальцефилы — 19.7%, а кальцефобы — 13%.

В собственно высокогорной группе кальцефилы составляют 19.6%, почти столько же и в общегорной — 19.8%. Это понятно, так как большое количество общегорных видов на известьсодержащих породах находит в высокогорьях подходящие местообитания. Содержание резко кальцефильных растений (с кальцефильностью в 2—3 и 3 балла) в высокогорной группе несколько больше, чем в группе общегорных видов (9 и 7.7% соответственно).

Интересно, что в пределах собственно высокогорной группы среди аркто-альпийцев кальцефилов больше, чем среди альпийцев (20.1 и 17.4% соответственно). Это связано с тем, что кальцефилия способствует более далеким миграциям, в частности в Арктику. Степень кальцефильности аркто-альпийцев также выше, чем у альпийцев. Резко кальцефильных видов у них насчитывается 16 (10.2% видового состава), тогда как в группе альпийцев их только 8 (7.3%).

В отличие от кальцефилов, кальцефобы в собственно высокогорной группе преобладают по сравнению с общегорной — 15.1% против 9.6. При этом насчитывается 25 аркто-альпийских кальцефобов, что составляет 15.4% от общего количества видов в этой группе. В альпийской же группе кальцефобов только 15, что составляет 13.8% от их общего количества.

Таким образом, отрицательное отношение к известьсодержащим породам не препятствовало, по-видимому, аркто-альпийском миграциям. Это не удивительно, если учесть, что большая часть аркто-альпийцев Станового нагорья могла легко распространяться по почти непрерывной цепи горных хребтов, соединяющих горы Прибайкалья с Восточно-Сибирским сектором Арктики. В альпийской же группе, где преобладают виды, распространенные на более изолированных друг от друга горах Южной Сибири (Становое нагорье — зачастую их восточный предел распространения), отрицательное отношение к известьсодержащим породам сыграло известную тормозящую роль.

Рассмотрим, какую роль играют кальцефилы и кальцефобы во флористических связях Станового нагорья с другими горными системами.

Границы распространения некоторых видов замыкаются в пределах самого нагорья, у других проходят непосредственно к западу или востоку от него или удалены на большие расстояния как в ту, так и в другую сторону.

Виды с широким распространением

Среди наиболее широко распространенных растений, встречающихся в горах умеренной зоны Евразии, а также зачастую и Северной Америки, роль кальцефилов резко повышена, особенно по сравнению с кальцефобами: 14 видов (22%) против 4, составляющих 6% этой группы. В группе видов, распространение которых ограничено горами Сибири (в Арктике они представлены большей частью циркумполярно), кальцефилов насчитывается 25, или 19% состава. Особенно велика их роль среди альпийцев — 5 видов из 17, или 29%. Кальцефобов среди сибирских видов значительно меньше — 19, или 15% состава этой группы. Очевидно кальцефилия сыграла большую роль и в распространении видов по горным хребтам Сибири. В том случае, когда в обмене видами не участвовала Арктика в качестве посредницы, роль кальцефилов оказалась особенно значительной.

Виды преимущественно с южно-сибирским ареалом

Среди видов, приуроченных к горам Южной Сибири и заходящих на Становое нагорье с юго-запада, кальцефилы так же, как и в ранее рассмотренных группах, резко преобладают над кальцефобами (23% против 3%, или 24% против 3%). Многие из них заходят только в западную часть нагорья или имеют на его территории прерывистое распространение: *Asplenium viride*, *Ptilagrostis junatovii*, *Carex melanocephala*, *Smelovskia bifurcata*, *Gentiana uniflora*, *Saussurea baicalensis*, *Crepis polytricha*. Однако ряд видов, особенно общегорные, проникают восточнее нагорья вплоть до Алдана и даже до горных хребтов, расположенных вдоль побережья Охотского моря: *Festuca hubsugulica*, *Leontopodium ochroleucum*, *Saussurea schanginiana*.

Аркто-альпийских видов, тяготеющих к горам Южной Сибири, немного. Однако и среди этой немногочисленной группы (12 видов) оказалось 5 кальцефилов: *Carex macrogyna*, *Braya rosea*, *Oxytropis adamsiana*, *Rhododendron adamsii*, *Pedicularis tristis*. Они отличаются несколько более широким ареалом, чем альпийцы, и распространены не только в Арктике, но также на восток за пределы Станового нагорья.

Кальцефобы для группы южносибирских видов нехарактерны. Как уже сказано, их насчитывается только 3: *Salix divaricata*, *Cerastium lithospermifolium* и *Saxifraga melaleuca*. На территории нагорья они встречаются повсеместно.

Таким образом, в проникновении многих южносибирских видов на территорию нагорья кальцефилия сыграла выдающуюся роль.

Виды с северо-восточным типом ареала

В группе видов с северо-восточным типом ареала, распространенных преимущественно на северо-востоке Сибири, кальцефилы и кальцефобы по своему удельному весу как бы меняются местами. Кальцефилы (14 видов) составляют всего лишь 13% этой группы, тогда как кальцефобов в 2 раза больше — 27 видов (или 25%). Это связано, по-видимому, с бо́льшими возможностями миграции с северо-востока (по почти непрерывной дуге горных хребтов), чем с юго-запада. Приуроченность растений только к кислым породам не имела в этом случае большого значения как фактор, ограничивающий миграцию.

Из 14 кальцефилов 8 общегорных и 6 аркто-альпийцев. Среди немногочисленных альпийцев кальцефилов нет. Это понятно, так как кальцефилия обычно способствует более широкой миграции, и среди видов, не заходящих в Арктику (по-видимому, мало активных), мы кальцефилов не находим.

Лишь некоторые кальцефилы распространены по всему нагорью: *Hystrix sibirica*, *Salix alaxensis*, *Gypsophila sambukii*. Преобладающее же большинство видов отсутствует в его западной части: это общегорные *Carex nanella*, *C. jacutica*, *Tofieldia cernua* и *Hedysarum dasycarpum* и аркто-альпийцы — *Carex glacialis*, *C. trautvetteriana*, *Draba kamtschatica*, *Pedicularis adamsii*, *Senecio jacuticus*.

Кальцефобы северо-восточной группы включают 10 общегорных, 7 альпийских и 10 аркто-альпийских видов. Некоторые из них не доходят до западных хребтов нагорья: общегорные — *Luzula parviflora* ssp. *melanocarpa*, *Gastrolychnis saxatilis*, *Aquilegia amurensis*, *Angelica saxatilis*; альпийцы — *Claytonia sarmentosa* и *Cassiope ericoides* и аркто-альпийцы — *Claytonia eschscholtzii*, *Minuartia macrocarpa*, *Novosieversia glacialis*.

По всему или почти по всему нагорью распространены общегорные *Calamagrostis korotkyi*, *Ledum decumbens*, *Polemonium pseudopulchellum*; альпийцы — *Saxifraga dahurica* и *Sorbaria pallasii*. Некоторые виды отмечены к западу от нагорья: *Ribes fragrans* на Хамар-Дабане и в Восточном Саяне, *Polygonum riparium* и *Luzula unalaschkensis* ssp. *kamtschadalorum* — только на Хамар-Дабане.

Таким образом, с востока Становое нагорье обогащалось преимущественно кальцефобами, причем преобладали общегорные, или монтанные растения. Обладая более широкой приспособляемостью к климатическим условиям различных поясов гор, эти виды имели возможность более активно мигрировать, чем строго высокогорные.

Рассмотрим приуроченность к горным породам эндемов Станового нагорья. По данным Л. И. Малышева (Высокогорная флора Станового нагорья, 1972), насчитывается 15 высокогорных эндемов родового, видового и подвидового ранга. Из них 1 кальцефил — *Oxytropis heterotricha* и 3 кальцефоба — *Potentilla adenotricha*, *Saussurea poljakovii*, *Taraxacum pseudonivale*. Из 6 монтанных эндемов имеется 1 кальцефил — *Dracocephalum fragile* ssp. *crenatum* и 1 кальцефоб — *Salix divaricata* ssp. *kalarica*. Номинальный подвид последнего также отрицательно относится к кальцийсодержащим породам.

В отличие от строгих эндемов, субэндемы почти все кальцефильны (5 из 6). Это еще раз доказывает, что кальцефильность растений способствует их распространению за пределы первоначального ареала. Интересно отметить, что распространение кальцефильных субэндемов отмечается как на восток, так и на запад от Станового нагорья.

ВЫВОДЫ

1. Обследование высокогорной флоры Станового нагорья выявило растения, относящиеся положительно или отрицательно к известьсодержащим породам. Кальцефилы и кальцефобы играют во флоре Станового нагорья заметную роль (19.7 и 13% флоры).

2. Растения, относящиеся отрицательно к кальцию, — истинные кальцефобы, они связаны в своем распространении с гранитами и гнейсами, нетребовательны к богатству субстрата элементами питания, однако не избегают более богатых питательными веществами основных пород (не содержащих карбонатов).

Растения, приуроченные к известьсодержащим субстратам, — не все истиные кальцефилы. Многие из них, вероятно, отличаются повышенной требовательностью к богатству субстрата. Об этом свидетельствует их наличие на основных, но некарбонатных породах и отсутствие на кислых — гранитах и гнейсах.

3. Кальцефилы и кальцефобы представлены в той или иной мере во всех основных семействах высокогорной флоры Станового нагорья. Ряд семейств преимущественно кальцефильны: папоротниковые, осоковые, ивовые и особенно крестоцветные и бобовые; другие преимущественно кальцефобны — камнеломковые, ситниковые, портулаковые, вересковые. Близкородственные виды обычно или только кальцефильны, или только кальцефобны.

4. Содержание кальцефилов как в общегорной (монтанной), так и собственно высокогорной группах довольно высокое (19.8 и 19.6% соответственно). Роль кальцефобов в монтанной группе несколько меньше (9.6 против 15% в собственно высокогорной).

5. Повышенная кальцефильность отмечается не только у наиболее широко распространенных видов, но также у растений, приуроченных к горам Южной Сибири, географически изолированным от Станового нагорья. Несомненно, кальцефилия способствовала преодолению этой изоляции. Кальцефобы южносибирского происхождения почти совершенно не проникли на Становое нагорье.

6. Обмен с Северо-Востоком Сибири совершался более легко, по непрерывной почти цепи горных хребтов и не нуждался в такой широкой амплитуде приспособляемости, какой обладают кальцефильные виды. В связи с отсутствием географической изоляции даже такие стенотопные виды, как кальцефобы, оказались широко распространенными на значительном пространстве к востоку от Байкала и смогли участвовать в флористическом обмене также с Арктикой и Северной Америкой.

7. Обилие кальцефобов среди растений, имеющих северо-восточный характер ареала, тесно связано также с преобладанием на территории к востоку от Байкала кислых гранитоидных пород и незначительным распространением карбонатных, по сравнению с горами Южной Сибири. По этой причине роль кальцефилов во флоре Станового нагорья значительно меньше, чем в горах Южной Сибири, например в Восточном Саяне, где, по данным Л. И. Малышева (1965), они составляют четвертую часть всей флоры.

ЛИТЕРАТУРА

Высокогорная флора Станового нагорья. (1972). — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. В кн.: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР, Иркутск.

(Получено 1 VI 1972).

SUMMARY

The plants which prefer definite kinds of rocks are abundant in Stanovoje nagorje region. The group of calciphiles compose 19.7% of high mountain flora, the calciphobes—13%. Both groups are represented in different families and genera. Near related species are either calciphiles, or calciphobes.

Calciphility of the species promoted them to overcome a geographical isolation. Therefore calciphiles are mainly represented in the groups of widely distributed species and among the species, which areas are embracing the mountains of South Sibiria separated from the Stanovoje nagorje.

Calciphobes are more abundant among the species with more or less continuous areas situated to the north-east from Stanovoje nagorje region.

УДК 581.162 : 582.998

М. П. Солнцева

СЕМИГАМИЯ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У *RUDBECKIA LACINIATA* L.

M. P. SOLNTSEVA. SEMIGAMY AND FERTILIZATION IN *RUDBECKIA LACINIATA* L.

У *Rudbeckia laciniata* установлено наличие процесса оплодотворения, идущего по премитотическому типу, и семигамии. Семигамия — это неполное объединение гамет без слияния их ядер, у которых некоторое время сохраняется способность к самостоятельному развитию. После одного, двух или большего числа делений мужских ядер (что у рудбекии не сопровождается клеткообразованием) возможно слияние некоторых мужских и женских ядер (когда фигуры деления располагаются близко друг к другу), и тем самым как бы завершается процесс оплодотворения. При этом возникают крупные ядра (вероятно, триплоидные). Кариогамия наблюдается не всегда и лишь в некоторых клетках зародыша. Большинство клеток зародыша содержит неоплодотворенные материнские диплоидные ядра, в некоторых клетках присутствуют и гаплоидные ядра, производные спермия. Зародыш оказывается мозаичным, в его клетках имеются ядра разные по происхождению и плоидности. На основании этих данных приходим к заключению, что семигамия — это растянутый во времени и не полностью завершенный процесс оплодотворения.

Растянутость процесса оплодотворения у *R. laciniata* позволяет лучше понять функции мужских гамет. В дополнение к их основной функции как передатчиков наследственной информации выявляется еще одна важная функция — активация ядра яйцеклетки, побуждение его к делению.

Автор предлагает заменить термин семигамия на лингвистически более правильный термин гемигамия; при этом полностью сохраняется содержание понятия этого явления.

Чрезвычайно интересное явление семигамии, открытое Батталия у *Rudbeckia* (сем. *Compositae*) еще в 1945 г., неизменно привлекает внимание эмбриологов. Семигамия — это неполное объединение гамет во время оплодотворения, при котором ядро спермия проникает в яйцеклетку, но не сливается с ее ядром; при этом ядра яйцеклетки и спермия остаются жизнеспособными и в дальнейшем делятся самостоятельно.

Исследование процесса оплодотворения у *Rudbeckia speciosa* было предпринято еще С. Г. Навашиным (1900а, б). Получены картины, подтверждающие наличие двойного оплодотворения — слияния одного из спермиев с центральным ядром зародышевого мешка, в результате чего возникал эндосперм. Однако, решая свою основную задачу — установление факта двойного оплодотворения, Навашин ослабил внимание к поведению спермиев в яйцеклетке. Факт слияния мужского ядра с женским казался ему совершенно очевидным, и дальнейшее изучение коньюгации этих ядер, к сожалению, было прекращено. К этому вопросу вернулись, спустя почти полвека. Почти одновременно появились два исследования, посвященные процессу оплодотворения у *Rudbeckia laciniata* (Battaglia, 1945; Fagerlind, 1946), однако авторы пришли к разным выводам. Батталия обнаружил своеобразное поведение спермия в яйцеклетке — его ядро не сливалось с ядром яйцеклетки и в дальнейшем происходило самостоятельное деление их ядер. Это явление он назвал семигамией. Фагерлинд же отметил у *R. laciniata* псевдогамию — отмирание спермия, проникшего в яйцеклетку при ее развитии, которое заканчивается форми-

рованием зародыша. Дальнейшие детальные исследования других видов того же рода, проведенные Батталией (1946—1955), а также другими исследователями (Мовсесян, 1964; Мовсесян и Багдасарян, 1966; Солнцева, 1968, и др.) окончательно доказали наличие у растений столь своеобразного, неизвестного ранее явления. Изучение семигамии может дать очень многое для понимания полового процесса у растений и его нарушений у апомиктичных растений.

Материал и методика

Наше исследование проведено на растениях *Rudbeckia laciniata*, выращивавшихся в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР в Ленинграде. Фиксация проводилась смесью Навашина (10 : 4 : 1) с последующей инфильтрацией воздуха. Проводка через спирты и хлороформ осуществлялась по обычной цитоэмбриологической методике. Срезы делались толщиной в 16—18 мкм. Окраска препаратов производилась различными красителями, но больше всего использовалась реакция Фельгена с различной подкраской.

Результаты исследования

Прежде чем перейти к описанию семигамии, для понимания поведения спермиев в зародышевом мешке необходимо дать подробное морфологическое описание зародышевого мешка *Rudbeckia laciniata*.

Зрелый зародышевый мешок у *R. laciniata* относительно небольшой, но обладает очень крупными элементами (табл. I, см. вклейку). В микропилярной части находится яйцеклетка, вдающаяся глубоко в центральную клетку, которая имеет большое ядро с ядрышком (табл. I, *1*). Две синергиды располагаются по бокам яйцеклетки и занимают весь микропилярный свод зародышевого мешка (табл. I, *2*). Они значительно меньше яйцеклетки и кончаются на уровне ее верхней трети. В их нижней части видна большая вакуоль, в центре находится ядро с ядрышком, над ним, ближе к микропиле, несколько небольших вакуолей, в базальной части заметны характерные зубцы. Ядра синергид очень часто имеют неправильную форму, слабо красятся и значительно мельче ядра яйцеклетки. В халазальной части зародышевого мешка находятся три антиподы. Среди них особенно выделяется одна (табл. I, *1*) поразительно похожая на яйцеклетку и представляющая собой как бы ее зеркальное отражение. Это отмечали все исследователи, изучавшие рудбекию (Навашин, 1900а, б; Guignard, 1900; Maheshwary a. Srinivasan, 1944; Fagerlind, 1946; Battaglia, 1946, 1955; Мовсесян и Багдасарян, 1966). Величина этой антиподы такая же, как и яйцеклетки. В апикальной части ее имеется крупное ядро, под ним вакуоль. Чаще всего по бокам этой антиподы или друг за другом лежат две другие, которые имеют форму, резко отличную от первой. Эти антиподы удлиненные, их ядра неправильной формы, иногда сильно лопастные и содержат много мелких ядрышек. Ядра антипод так же как ядра синергид слабо красятся. В некоторых случаях в зародышевом мешке имеются не одна, а две яйцеклеткоподобные антиподы. Это явление отмечалось у *R. laciniata* (Battaglia, 1946, 1947а), *R. maxima* и *R. speciosa* (Мовсесян и Багдасарян, 1966; Мовсесян, 1971). Яйцеклеткоподобная антипода настолько сближена с яйцеклеткой, что крупное вторичное ядро зародышевого мешка смещается к боковой стенке центральной клетки; в некоторых случаях оно оказывается как бы зажатым между яйцеклеткой и антиподой.

Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок, разрушая одну из синергид. Другая синергида при этом так же быстро сморщивается и начинает дегенерировать. Спермии, попавшие в синергиду, имеют вид сжатых очень плотных хроматиновых комочков, сильно красящихся, по Фельгену. При выходе спермиев из синергиды в зародышевый мешок

происходит их раскручивание и они принимают вид довольно длинных спирализованных тел (табл. II, *1*). При этом вокруг ядер спермиев не обнаруживается и следов их цитоплазмы. На ряде препаратов спермии имеют явно гетероморфное строение. На других визуально эта разница не столь различима. Отмеченную гетероморфность спермиев можно наблюдать и в препаратах Батталия (Battaglia, 1946, рис. 2); спермии изображены им в крупном масштабе, так что заметна их различная толщина.

На нашем препарате (табл. II, *1*), как и на рис. 2 в работе Батталия (1946), спермии, недавно вышедшие из синергиды, расположены довольно близко друг к другу, при этом нижние концы их завернуты в противоположные стороны. По гипотезе С. Г. Навашина (1927) относительно энантиоморфизма спермиев, к которой недавно было привлечено особое внимание (М. С. Навашин, 1968; Коробова, 1968), хромосомы спермиев расположены зеркально. Наши данные о спиральном состоянии спермиев у *R. laciniata* в момент выхода их из синергиды (можно различить правую и левую спираль), об их гетероморфности и отсутствии в этот момент вокруг них цитоплазмы вполне согласуются с гипотезой С. Г. Навашина об энантиоморфности спермиев.

Спермии вносятся в глубь зародышевого мешка и попадают в щель между яйцеклеткой и центральной клеткой (растения *Crepis*, *Zea mays* и многие другие — Герасимова-Навашина, 1947, 1954; Коробова, 1962).

У *R. laciniata* синергиды, как сказано выше (табл. I, *1*), короткие, их апикальные концы не доходят даже до середины яйцеклетки, поэтому спермии выходят из синергид примерно на уровне верхней трети яйцеклетки и попадают в зародышевый мешок несколько выше, чем это описано у других растений. Проникают ли спермии у *R. laciniata* в щель между яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка, на основе имеющихся у нас препаратов сказать трудно, однако, возможно, что проникают, так как щель (по существу это межклетник) имеется не только около апикального конца яйцеклетки, но и между всеми клетками яйцевого аппарата.

Итак, оба спермия, проникнув в зародышевый мешок через синергиду, чаще всего располагаются сбоку яйцеклетки, выше ее ядра (табл. II, *1*) и оказываются на разном расстоянии от сестринских ядер — ядра яйцеклетки и центрального ядра. Расстояние от спермиев до центрального ядра зародышевого мешка значительно больше, чем до ядра яйцеклетки, особенно, когда центральное ядро в зародышевом мешке находится не между яйцеклеткой и антиподой, а с одной стороны от них. Когда пыльцевая трубка разрушает синергиду, находящуюся на одной стороне с центральным ядром зародышевого мешка, расстояние, которое должен пройти спермий для объединения с ним, не очень велико. Однако в некоторых случаях центральное ядро находится на стороне неразрушенной синергиды, и тогда спермий для объединения с центральным ядром должен пройти значительное расстояние, обогнуть яйцеклетку и пройти узкое пространство между яйцеклеткой и антиподой (табл. I, *2*).

Спермий, приближаясь к центральному ядру, меняет свою форму, его концы закругляются, из лентовидного он постепенно становится палочковидным, а затем овальным и, наконец, округлым. Изменение формы спермиев при приближении к женским ядрам у сложноцветных наблюдали многие авторы (Герасимова-Навашина, 1933; Поддубная-Арнольди и Дианова, 1937, и др.). Одновременно с изменением формы спермиев изменяется и их структура. У *R. laciniata* в условиях Ленинграда через 1.5—2 часа после опыления происходил контакт спермия с центральным ядром. Объединение спермия с ядром центральной клетки проходит быстро, при этом выделяется ядрышко. Через 6—7 часов после опыления в центральном ядре остаются заметными лишь небольшие сгустки хроматина спермия.

Второй спермий проникает в яйцеклетку (табл. I, *2*) примерно в верхней ее трети (Солнцева, 1971а) и лишь иногда несколько ниже, когда спермии были доставлены именно в эту область.

Исследованиями с помощью электронного микроскопа установлено, что у льна, хлопчатника, кукурузы и других растений (Jensen, 1965; Vazart a. Vazart, 1965, и др.) часть яйцеклетки, прилегающая к центральной клетке, не имеет целлюлозной оболочки, а представлена лишь плаз-

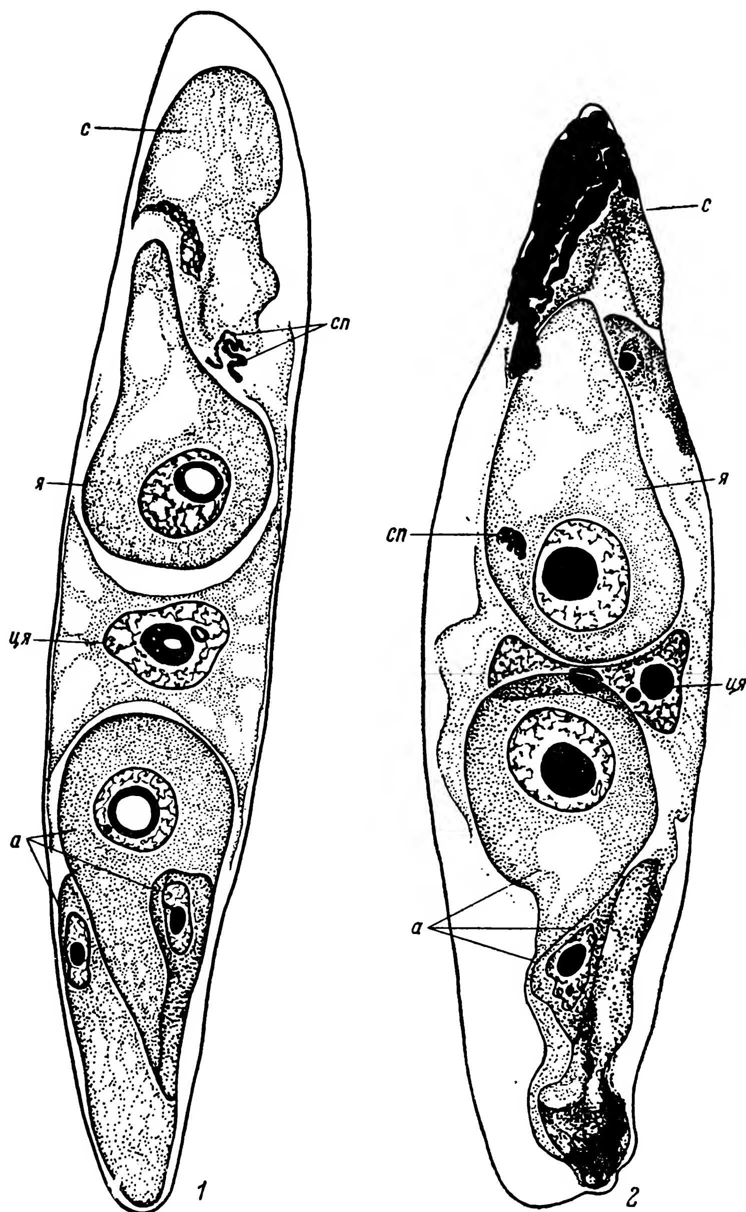


Таблица II

Семигамия у *Rudbeckia laciniata*

1 — зародышевый мешок *Rudbeckia laciniata* в момент оплодотворения; спермии выходят из синергиды; *2* — спермий, находящийся в цитоплазме яйцеклетки, приобретает овальную форму; *3* — зародыш, у которого одно из ядер и рядом расположенное ядро спермия находятся в метафазе деления; *4* — зародыш, в его микропилярной части располагаются два более мелких округлых ядра, производных спермия (*псп*); *я* — яйцеклетка, *с* — синергиды, *ця* — центральное ядро, *а* — антиподы, *сп* — спермии, *яэ* — ядра эндосперма

малеммой. Можно думать, что у *R. laciniata*, как и у других растений, $^{2}/_{3}$ поверхности яйцеклетки, т. е. вся ее апикальная часть, не граничащая с синергидами, имеет лишь цитоплазматическую мембрану. Именно в эту часть яйцеклетки проникает спермий. Внедряется в нее он довольно легко и быстро, не встречая видимого препятствия со стороны ее плазмалеммы.

Спермий, проникший в яйцеклетку, направляется к ее ядру. Скорость движения спермия в яйцеклетке меньше скорости его движения в центральной клетке; он приближается к ядру яйцеклетки очень медленно. Об этом говорит большое число препаратов, на которых видно, что спер-

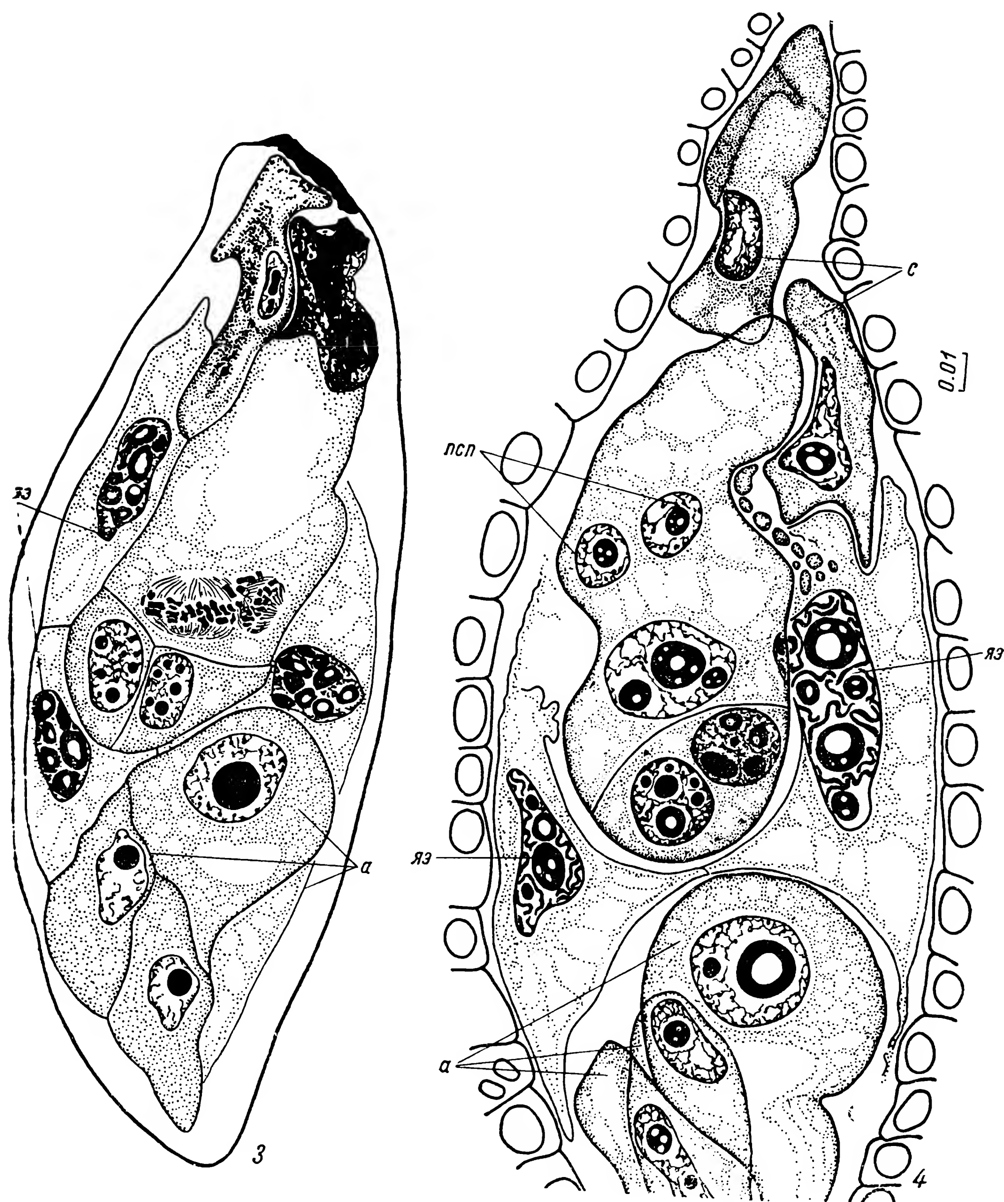


Таблица II (*продолжение*)

мий оказывается в глубине яйцеклетки, но далеко от ее ядра, тогда как другой спермий, пройдя большее расстояние уже сливается с ядром центральной клетки. Различную скорость движения спермиев в зародышевом мешке *R. laciniata* отмечал и Батталия (1946 : 509). В яйцеклетке при очень медленном приближении спермия к ее ядру одновременно с изменением формы меняется и его структура — наблюдается разрыхление спермия, он приобретает сетчатый, пористый вид (табл. II, *2*).

Присутствие спермия в яйцеклетке оказывает определенное влияние на ее ядро; в нем часто появляется дополнительное ядрышко, иногда можно обнаружить и несколько ядрышек, как это обычно происходит при

эугамии. Правда, следует отметить, что дополнительные ядрышки в ядре яйцеклетки у *R. laciniata* могут возникать и без присутствия в клетке спермия. Однако препаратов, на которых отмечены дополнительные ядрышки в ядре яйцеклетки при наличии в ней спермия, значительно больше. Позднее хромосомные нити ядра яйцеклетки утолщаются и оно приступает к делению (табл. I, *3*). Спермий при этом так и не сливается с ядром яйцеклетки, находясь на большем или меньшем расстоянии от него, и дает интенсивную реакцию Фельгена. В таком состоянии спермий в яйцеклетке находится долго — до 24 часов. В конце концов спермий заканчивает свой митотический цикл в цитоплазме яйцеклетки и впадает в митотический покой, выделяя ядрышко. Здесь интересно отметить, что наши сведения о полном завершении спермием митотического цикла (Солнцева, 1968) согласуются с данными эмбриологов, наблюдавших спермии, ядра которых находились в интерфазном состоянии во время оплодотворения (см., например, Козлов, 1951). Электронномикроскопические исследования (Гуляев, Герасимова-Навашина, 1968) подтверждают наличие интерфазного состояния у спермия сложноцветных в момент объединения его с женским ядром.

С этого момента яйцеклетка, содержащая два ядра — мужское и женское, представляет собой двуядерную клетку. Хотя мужское и женское ядра не сливаются, оба ядра и цитоплазма яйцеклетки образуют единую метаболическую систему, а сама клетка становится своеобразной зиготой.

Таким образом, при семигамии у *R. laciniata* процесс оплодотворения не доходит до завершающей фазы — объединения ядер гамет. Однако, как мы полагаем, и это согласуется с мнением С. Н. Мовсесян (1964, 1970), присутствие ядра спермия в яйцеклетке побуждает ее ядро к делению [1] и оно вступает в профазу. С другой стороны, наблюдается и влияние ядра яйцеклетки на развитие спермия. Вероятно, подготавливающееся к митозу ядро яйцеклетки стимулирует в свою очередь к делению ядро спермия.

В нашем материале мы обнаружили, что деление спермия чаще всего происходит одновременно с делением ядра яйцеклетки (табл. I, *4*), особенно тогда, когда спермий находится недалеко от последнего. Фазы деления ядер яйцеклетки и спермия проходят одновременно. Если же спермий не попадает в сферу влияния делящегося ядра яйцеклетки, он остается дольше в интерфазе. Такое состояние ядра спермия может быть длительным, тогда как ядро яйцеклетки в это время может претерпеть одно или два деления. В таких случаях ядро спермия приступает к делению лишь тогда, когда близко от него начинает делиться ядро клетки зародыша, в которой он находится; и в этом случае фазы деления спермия и ядра клетки зародыша совпадают во времени (табл. II, *3*). Однако в некоторых случаях, как указывает Батталия (1946), у *R. laciniata* деление ядра спермия может опережать деление ядра яйцеклетки. Такие же картины отмечала и Мовсесян у *R. speciosa* в докладе на совещании по апомиксису в Тбилиси в 1971 г.

Фигуры деления ядра спермия значительно мельче фигур деления ядра яйцеклетки. Хромосомы спермия тоже несколько меньше, что особенно заметно во время метафазы деления ядра (табл. I, *4* и табл. II, *3*). Число хромосом в фигурах деления спермия и яйцеклетки нам сосчитать не удалось. Ахроматиновое веретено при делении спермиев очень слабо выражено, его нити еле заметны, клеточная пластинка между ядрами не закладывается.

---

[1] К такому же мнению приходят и другие исследователи. Например, С. С. Замотайлов на совещании по апомиксису в Тбилиси (1971 г.) сообщил о своих очень интересных опытах с кукурузой. В результате облучения пыльцы рентгеном убивались спермии, а пыльцевые трубки, оставаясь жизнедеятельными, продолжали расти и изливали свое содержимое, как обычно, в зародышевый мешок. Однако цитоплазматический компонент пыльцевых трубок не стимулировал развитие яйцеклетки, которая позже погибала. Как считает Замотайлов, развитие яйцеклетки стимулируется только проникающим в нее спермием.

Как отмечал еще Батталия (1946), деление ядер спермия у *R. laciniata* не сопровождается цитокинезом; между образовавшимися ядрами и ядром яйцеклетки также не возникает перегородки. Такие картины обнаружены и на наших препаратах (табл. II, *4*). Ядра — производные ядра спермия — значительно мельче ядер клеток зародыша, почти всегда правильно округлой формы, слабо базофильны и имеют на своей периферии очень тонкую хроматиновую сеть. Эти ядра не расходятся на большие расстояния друг от друга и чаще всего находятся в одной клетке зародыша. Значительно реже они оказываются в разных клетках.

Число делений ядра спермия в яйцеклетке ограничено; по нашим наблюдениям, их чаще всего одно-два, однако может быть и больше, что отмечал также Батталия (1947 в) у *R. speciosa.*

Таким образом, формирующийся зародыш *R. laciniata* содержит в своих клетках ядра разного происхождения — производные ядра яйцеклетки и ядра спермия.

Какова же плоидность клеток зародыша? Батталия (1946, 1947б) установил, что у *R. laciniata* (2n=76) микроспорогенез аномален вследствие образования при гетеротипном делении реституционного ядра. В результате этого чаще всего формируется диада спор вместо тетрады, а затем два диплоидных пыльцевых зерна. Однако часто встречаются и нарушения при расхождении хромосом, возникают микронуклеусы, а пыльца в результате этого может стать гиподиплоидной (т. е. число хромосом меньше 76). Иногда формируется реституционное ядро также при втором делении мейоза, и возникает единственная гигантская тетраплоидная микроспора. Как считает Батталия, у *R. laciniata* спермии в основном оказываются диплоидными, иногда — гиподиплоидными и очень редко тетраплоидными. С. Н. Мовсесян и А. М. Багдасарян (1965) показывают на своих рисунках у *R. speciosa* диады и тетрады, очевидно, нормальных гаплоидных микроспор, но наряду с этим отмечают и аномальные микроспоры с сильно увеличенными или уменьшенными ядрами. В результате развития нормальных гаплоидных микроспор возникают трехъядерные пыльцевые зерна; одновременно образуются и дегенерирующие пыльцевые зерна. Примерно то же самое обнаружено у *R. triloba* и *R. hibrida* (Мовсесян, 1968). В большинстве случаев микроспорогенез у них протекает нормально и в результате дальнейшего развития образуются трехъядерные фертильные пыльцевые зерна; но могут наблюдаться и нарушения, приводящие к образованию тетрад с добавочными микроядрами, а позднее обнаруживаются пыльцевые зерна с дегенерирующими ядрами или безъядерные. У этих видов спермии в основном гаплоидны.

Нами изучен микроспорогенез у тех растений *R. laciniata*, у которых исследовался процесс оплодотворения. Материнские клетки микроспор в премейотический период расположены в виде двухрядного тяжа; они представляют собой довольно крупные изобилатеральные клетки, находящиеся в центральной части гнезда пыльника. Когда соцветие достигает около 12 мм в высоту и 9 мм в ширину, в цветках уже можно обнаружить пыльцевые гнезда, материнские клетки микроспор которых находятся на той или иной стадии мейоза (табл. III). Стадия синапсиса в микроспороцитах довольно длительная. Все хромосомные нити в это время настолько плотно переплетены в клубке, оттесненном к оболочке ядра, что между их петлями почти невозможно обнаружить ядрышка. Позднее происходит разрыхление хроматинового клубка, развертывание хромосомных нитей и распределение их по ядру, а ядрышко становится хорошо заметным (табл. III, *1*). В это время уже можно обнаружить даже при помощи светового микроскопа, что хромосомы состоят из двух нитей. Микроспороциты в это время изодиаметричны и образуют ткань. Некоторые стенки клеток микроспороцитов начинают утолщаться и вскоре они превращаются в своеобразные гребни в виде треугольников. Эти гребни, вероятно, представляют собой отложения каллозы, как это наблюдается во время развития микроспороцитов у злаков (Романов, 1966, 1968).

Затем ядра микроспороцитов вступают в зиготенную стадию профазы; хромосомы, распределенные почти по всему ядру, укорачиваются и утолщаются (табл. III, *2*). Одновременно с этим нарушается и целостность спорогенной ткани. Почти у каждого микроспороцита происходит одностороннее утолщение оболочки клетки, и, как уже отмечалось, образование гребня. В некоторых микроспороцитах такие гребни возникают с двух противоположных сторон клетки. Стадия диакинеза в профазе мейоза также нередко отмечалась на наших препаратах (табл. III, *3*).

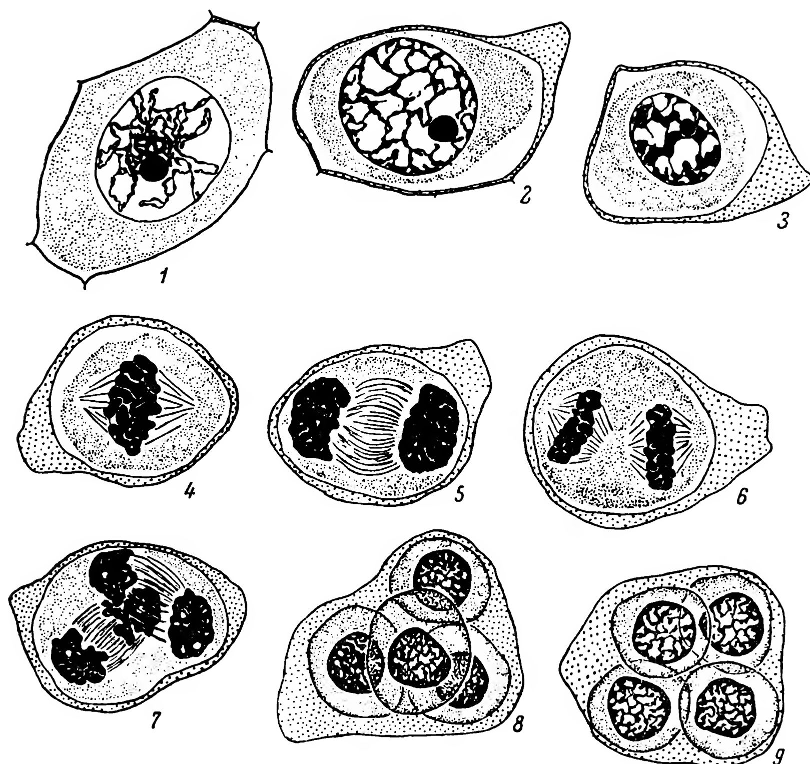


Таблица III

Микроспорогенез у *Rudbeckia laciniata*

1 — ядро микроспороцита в конце стадии синапсиса; *2* — зиготенная стадия ядра микроспороцита; *3* — диакинез; *4* — метафаза I деления мейоза; *5* — телофаза I деления мейоза, между клетками клеточная перегородка не закладывается; *6* — II деление мейоза, ядра в метафазе; *7* — телофаза II деления мейоза; *8* и *9* — тетрада микроспор в разных ракурсах, завершилось клеткообразование, оболочка материнской клетки макроспороцита еще сохраняется

Метафазы I деления мейоза встречались реже других стадий (табл. III, *4*), но все же нам удалось наблюдать мейотические метафазы I деления как в профиль, так и с полюса. Довольно толстые и не очень крупные хромосомы в метафазных пластинках во время I и II деления мейоза располагаются настолько плотно, что ни разу нельзя было провести их подсчеты. Веретено деления широкое, но короткое и сплюснутое с полюсов. Оболочка микроспороцита в это время со всех сторон значительно утолщена, с одной же стороны сохраняется каллозный гребень.

Анафаза нередко протекает нормально, но во многих случаях наблюдается отставание хромосом, происходят и их выбросы из веретена и образование микронуклеусов, однако образования реституционных ядер ни разу не наблюдалось. Ахроматиновое веретено деления хорошо видно в течение анафазы и телофазы I деления, но между вновь образовавшимися ядрами не закладывается клеточная перегородка. (табл. III, *5*).

Второе деление мейоза протекает более правильно, чем первое (табл. III, *6*). Оба дочерних ядра синхронно приступают к делению. В анафазе (табл. III, *7*) хромосомы расходятся к полюсам, но может

наблюдаться и отставание хромосом, реже отмечаются выбросы хроматинового материала из фигур деления и в тетрадах рядом с более крупными ядрами обнаруживаются микронуклеусы, возникшие в основном в результате нарушений I деления мейоза. Образование перегородок между ядрами происходит позднее, как обычно при симультанном типе спорогенеза. Возникают четыре клетки, расположенные тетраэдрически (табл. III, *8*). В редких случаях вместо тетрад были обнаружены триады. При этом одна из клеток явно имела диплоидное ядро, поскольку оно было значительно крупнее двух остальных.

Таким образом, в условиях Ленинграда у *Rudbeckia laciniata* мейоз протекает с некоторыми нарушениями, но в результате двух быстро следующих друг за другом делений происходит образование четырех клеток спор в основном с гаплоидным или гипогаплоидным числом хромосом.

Развитие мужского гаметофита происходит нормально, без каких-либо нарушений, в результате чего возникают фертильные пыльцевые зерна, содержащие вегетативное ядро и два спермия. При использованной нами методике окраски вокруг них не удается различить цитоплазму. Спермии крупные, палочкообразные, дают интенсивную реакцию Фельгена. Стерильных пыльцевых зерен почти нет.

Макроспорогенез и развитие женского гаметофита были нами также изучены (Солнцева, 1971б). В развивающихся семяпочках обнаружены материнские клетки макроспор (табл. IV, *1*), довольно крупные макроспороциты, содержащие большие ядра (табл IV, *2*), макроспороциты с ядрами, находящимися в профазе I деления мейоза (табл IV, *3*), в метафазе и анафазе. В метафазе хромосомы не очень крупные, укороченные, они не выстраиваются в экваториальной плоскости веретена. В дальнейшем наблюдаются нарушения в расхождении хромосом и они остаются разбросанными по всему веретену (табл. IV, *4*), а позднее окружаются единой ядерной оболочкой. В результате этого при гетеротипном делении возникают диплоидные реституционные ядра (табл. IV, *5*). Второе деление мейоза протекает правильно и образуются два ядра, между которыми не закладываются клеточные перегородки. Наши более ранние наблюдения образования диады спор в норме (Солнцева, 1971а) не подтвердились. В результате двух следующих митотических делений возникает диплоидный восьмиядерный зародышевый мешок. Развитие зародышевого мешка *R. laciniata*, таким образом, идет по тетраспорическому типу, описанному Батталией еще в 1945 г. Следовательно, у *R. laciniata* вследствие ануэуспории, а точнее семигетеротипного деления (Rosenberg, 1926), возникают нередуцированные диплоидные зародышевые мешки.

Литературные данные относительно типа развития мужского и женского гаметофита у рудбекии различны. Батталия считает, что развитие женского гаметофита у нее идет по типу Erigeron II (Battaglia, 1946) или Ixeris (Battaglia, 1945, 1963), т. е. ядра зародышевого мешка являются диплоидными. Мужской гаметофит у *R. laciniata*, по его данным, также диплоиден (Battaglia, 1945, 1955), а у *R. sullivantii* большей частью гаплоиден (Battaglia, 1954, 1955).

Магешвари в своем учебнике (Магешвари, 1954), описывая явление семигамии, открытое Батталия (1946), отмечает, что у возникающего химерного зародыша большинство ядер диплоидно, а небольшое число гаплоидно. Следовательно, Магешвари считает, что у *R. laciniata* яйцеклетка диплоидна, а спермий гаплоиден. Фагерлинд, также изучавший *R. laciniata* (Fagerlind, 1946), установил отсутствие редукции у женского гаметофита. Мовсесян (1968), ссылаясь на Батталия (1946), пишет, что развитие зародышевого мешка у большинства видов *Rudbeckia* идет по моноспорическому Polygonum-типу, т. е. она полагает, что ядра зародышевого мешка гаплоидны.[1] Однако, как мы указали выше, по мнению Батталия (1946), развитие зародышевого мешка идет иначе.

[1] В последнее время Мовсесян (1971), видимо, изменила свое мнение. Она отмечает, что у *R. speciosa* при гетеротипном делении возникает реституционное ядро и впоследствии развивается диплоидный гаметофит.

Наши данные говорят о том, что у *R. laciniata* в условиях Ленинградской области спермии большей частью являются гаплоидными, а яйцеклетки диплоидны. Итак, ядра разного происхождения (материнские и отцовские), содержащиеся в клетках зародыша *R. laciniata*, имеют разную плоидность. Производные ядра яйцеклетки являются диплоидными, производные ядра спермия — гаплоидными.

Еще в 1946 г. Батталия обратил внимание на разнообразие размеров ядер в клетках зародыша. Наряду с ядрами обычной величины он отмечает

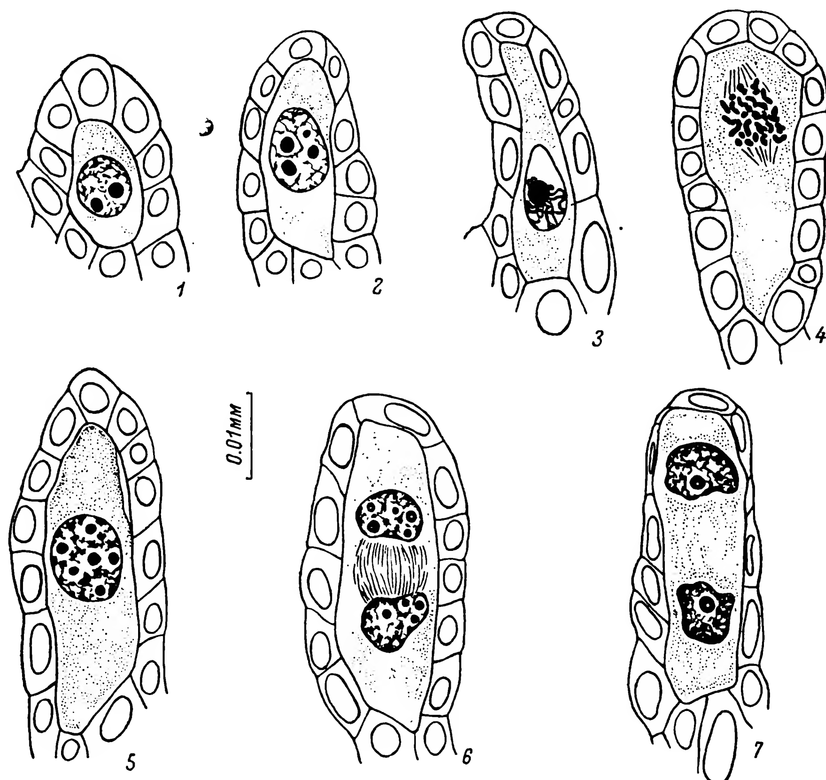


Таблица IV

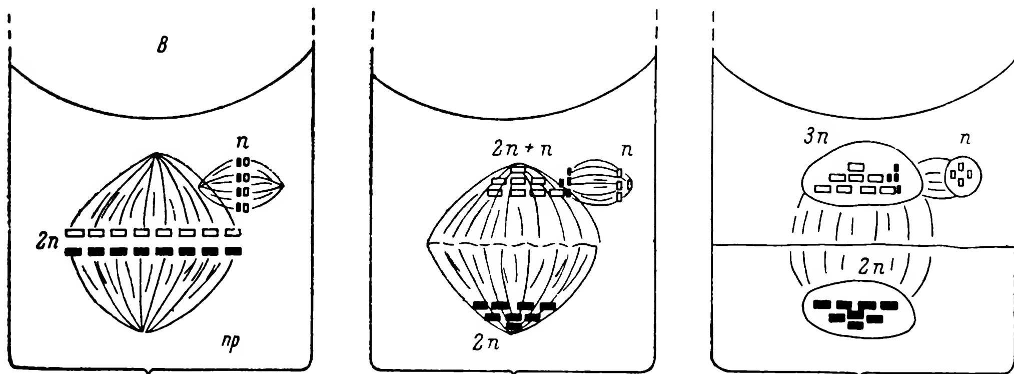
Макроспорогенез *Rudbeckia laciniata*

1, *2* — разрастающийся макроспороцит; *3* — макроспороцит с ядром в стадии синапсиса; *4* — анафаза I деления мейоза; *5* — реституционное ядро, возникшее после I деления мейоза; *6* — окончание II деления мейоза, между ядрами клеточная перегородка незакладывается; *7* — нередуцированный двухъядерный зародышевый мешок

наличие мелких. Последние, как он полагает, возникают в результате деления ядра спермия, а также и частых митозов ядер, производных яйцеклетки, что наблюдается при семигамии. Он отмечает, что числа хромосом у ядер, имеющих разное происхождение, очень близки (женские ядра диплоидны, а мужские гиподиплоидны); поэтому разница в числах хромосом мало заметна и с трудом устанавливается. Таким образом, Батталия не связывает малые размеры ядер, являющихся производными спермиев, с их плоидностью.

В зародышах исследованных нами экземпляров *R. laciniata* тоже обнаруживаются ядра разной величины (табл. I, *5*, *6*, табл. V, *1*). При этом на ранних стадиях развития проэмбрио крупные ядра (табл. I, *5*, *а*) — это диплоидные ядра, производные ядра яйцеклетки. Они чаще всего имеют овальную форму и сильно хроматизованы. Мелкие круглые, слабо хроматизованные ядра (табл. I, *5*, *б*) — это гаплоидные ядра спермия или его производные. Наконец, в зародышах встречались гигантские ядра. Клетки, в которых они находятся, значительно крупнее всех остальных клеток зародыша. На табл. V, *1*, *в* показан зародыш *R. laciniata*, в апикальной части которого располагаются четыре клетки с сильно хромати-

зованными довольно мелкими ядрами. Это ядра материнского происхождения, но значительно уменьшившиеся в объеме вследствие быстро прошедших двух делений. К апикальной клетке примыкают две другие (одна расположена за другой). Ядро одной из этих клеток очень крупное — больше всех остальных ядер зародыша, оно имеет несколько мелких ядрышек и хорошо выраженную хроматиновую сеть (табл. I, *6*, табл. V, *1*). Ядра базальной и соседней с ней клетки почти одинакового размера и содержат несколько некрупных ядрышек. Эти ядра — потомки ядра яйцеклетки и поэтому они диплоидны. В клетке, примыкающей к базальной, наряду с довольно большим ядром материнского происхождения, имеется более мелкое совершенно округлое ядро; это ядро — производное гаплоидного ядра спермия (табл. V, *1*, *б*). Самое крупное ядро зародыша,



Образование триплоидного ядра при объединении хромосом в момент деления

n — гаплоидное число хромосом; 2n — диплоидное число, 3n — триплоидное число; *в* — вакуоль; *пр* — протопласт

как мы предполагаем, произошло в результате слияния гаплоидного ядра, производного спермия, с диплоидным ядром, производным яйцеклетки. В этом нас убедили картины, которые мы наблюдали при делении ядер на более ранних фазах развития зародыша.

На табл. II, *3* представлен трехклеточный зародыш, в базальной клетке которого ядро, производное ядра яйцеклетки, и ядро спермия, находятся в метафазе. Фигура деления ядра, производного яйцеклетки, и его хромосомы, значительно крупнее, чем у ядра спермия. Заметно, что в первой фигуре деления несомненно больше хромосом, но точных подсчетов произвести не удалось. Обе фигуры деления расположены очень близко и почти налегают друг на друга. Такое же близкое расположение фигур деления наблюдал и Батталия (1946) у *R. speciosa* (что изображено на его рис. 5). Судя по положению веретен, можно представить, что при расхождении хромосом к полюсам одна часть хромосом ядра, производного яйцеклетки, двигающаяся к базальной части клетки, и хромосомы, направляющиеся влево, при делении гаплоидного ядра спермия могут объединиться (см. рисунок). В телофазе ядерная оболочка окружает все эти хромосомы и тогда образуется триплоидное ядро. Другая часть хромосом, принадлежащая фигуре деления диплоидного ядра яйцеклетки, направляется к апикальной части клетки и организуется в самостоятельное диплоидное ядро. Хромосомы делящегося ядра спермия, направляющиеся вправо, образуют самостоятельную группу и дадут гаплоидное ядро. Сопоставляя картину, представленную на табл. II, *3* с возможным образованием ядер в телофазе подобного варианта деления (см. рисунок), а также с изображением зародыша (табл. I, *6* и табл. V, *1*), имеющего очень крупное ядро в центральной клетке, можно допустить, что это вероятные стадии деления ядер, приводящие к образованию отдельных триплоидных ядер в клетках зародыша. Крупные клетки с очень крупными ядрами можно обнаружить в любых частях зародыша — в апикальной

(табл. V, *2*), базальной и центральной (табл. V, *1*). Какой-либо закономерности в месте их появления не отмечено, не удалось обнаружить и определенной фазы развития зародыша, на которой они могут возникать. Это происходит, по всей вероятности, довольно случайно, когда положение ядра спермия или его потомков благоприятствует этому. Поскольку

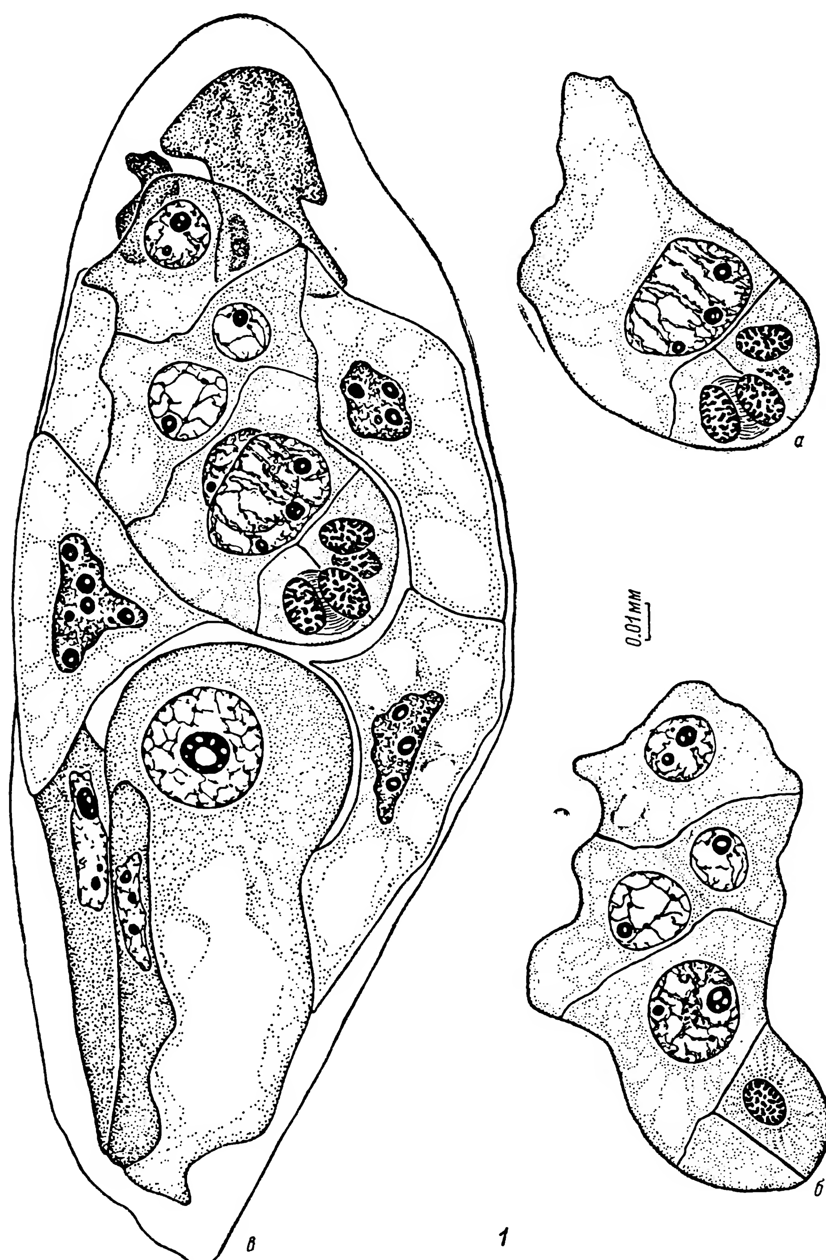


Таблица V

Зародышевые мешки *Rudbeckia laciniata*

1 — зародыши с ядрами разной величины; *а* и *б* — последовательные срезы зародыша; *в* — полный зародышевый мешок; *2* — крупное ядро в апикальной части зародыша; *3* — зигота, в ядре которой заканчивается растворение спермия, премитотический тип оплодотворения

не во всех зародышах можно наблюдать триплоидные ядра, можно думать, что их образование не является обязательным. Случаи слияния соседних ядер в момент их деления очень широко распространены у растений. Достаточно вспомнить хотя бы о слиянии халазальных ядер в метафазе деления при образовании зародышевых мешков Fritilaria-типа (Романов,

1957; Печеницын, 1965, 1972) и микропилярных ядер у *Rubus nitidioides* (Thomas, 1940), о слиянии ядер при формировании тапетума в сем. маковых (Ильина, 1968) и у злаков (Carniel, 1963) и при образовании тетраплоидной пыльцы у *Medicago* (Cebrat, 1969).

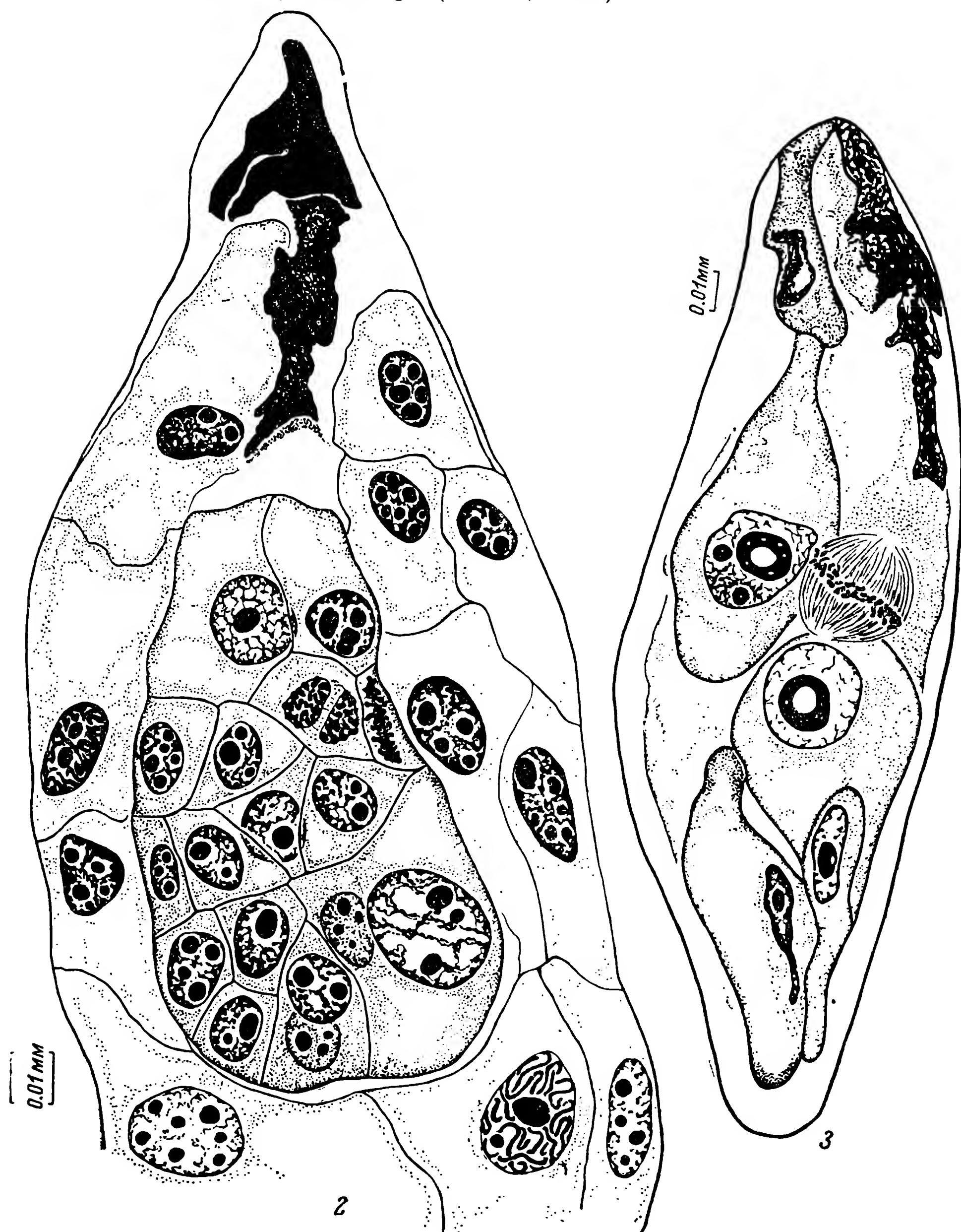


Таблица V (*продолжение*)

Слияние ядер при их делении уже наблюдалось у рудбекии. Батталия в 1955 г., изучая микроспорогенез у *R. sullivantii*, наблюдал случаи слияния ядер соседних веретен во время II деления мейоза в телофазе, в результате чего возникали диплоидные ядра. Это явление им названо синкариогенезисом (Battaglia, 1963).

Обсуждение

Поведение спермиев в зародышевом мешке *Rudbeckia laciniata*, и особенно поведение их ядер в яйцеклетке, привело нас к заключению, что в этом случае мы имеем дело с очень растянувшимся во времени про-

цессом оплодотворения. При семигамии происходит неполное объединение гамет без слияния их ядер, у которых некоторое время сохраняется способность к самостоятельному развитию. После одного, двух или большего числа делений возможно слияние некоторых женских и мужских ядер, и тем самым как бы завершается процесс оплодотворения. Кариогамия наблюдается лишь в некоторых клетках зародыша. Большинство же его клеток содержат производные неоплодотворенного женского диплоидного ядра. Судьба триплоидных ядер и их роль в построении зародыша пока не прослежена.

У исследованной нами *R. laciniata* зародыш в результате семигамии может состоять из клеток с ядрами разной плоидности — диплоидных, гаплоидных и триплоидных. Однако, кроме семигамии, у тех же самых растений, даже в семяпочках одной корзинки мы наблюдали и нормальный половой процесс, нормальное оплодотворение яйцеклетки. В этих случаях ядро спермия сначала контактирует с ядром яйцеклетки, а затем проникает в него (табл. V, *3*). Хроматин спермия постепенно деспирализуется и затем в месте скопления хроматина в ядре зиготы выделяется небольшое ядрышко. Слияние спермия с ядром яйцеклетки проходит очень медленно, их полное объединение наблюдается значительно позже деления первичного ядра эндосперма, когда уже полностью сформировались две эндоспермальные клетки.

Итак, оплодотворение яйцеклетки у *R. laciniata* может происходить нормально, по премитотическому типу, как у большинства сложноцветных (Герасимова-Навашина, 1954) с той только разницей, что у *R. laciniata* ядро зиготы является триплоидным, поскольку к двойному набору хромосом ядра яйцеклетки присоединяется гаплоидный набор от ядра спермия.

Таким образом, нам удалось установить, что у *R. laciniata* в условиях Ленинграда оплодотворение ядра яйцеклетки может протекать по премитотическому типу, наблюдается также семигамия.

Премитотический тип оплодотворения можно рассматривать как наиболее продвинутый в смысле завершенности этого процесса, поскольку половые ядра сразу после контакта теряют свою автономность (т. е. самостоятельность развития) и уже во время I митоза зиготы их хромосомы ведут себя как хромосомы единого набора. При другом типе оплодотворения — постмитотическом, характерном для растений некоторых семейств — лилейных, орхидных и др. (Герасимова-Навашина 1954, 1957; Савина 1964, 1965) оба ядра некоторое время могут еще развиваться самостоятельно, хотя и в тесном контакте; у них изменяется форма, степень хроматизации, выделяются ядрышки, у каждого из них формируются собственные метафазные фигуры. Метафазные пластинки спермия и яйцеклетки иногда обладают даже различными по величине хромосомами, но располагаются они уже вместе и возникает единое веретено деления; после этого утрачивается автономность развития материнских и отцовских ядер, происходит их полное объединение и создается единый диплоидный набор хромосом.

При семигамии половые ядра еще дольше, чем при постмитотическом типе оплодотворения, сохраняют способность к самостоятельному развитию. Ядра яйцеклетки и спермия не сливаются и самостоятельно делятся. Если ядра находятся далеко друг от друга, и их фигуры деления не могут объединиться, образуются два ядра, производных яйцеклетки, и два ядра, производных спермия. При этом между двумя сестринскими ядрами — производными ядра яйцеклетки — закладывается клеточная перегородка, а между ядрами различными по происхождению, как и между ядрами — производными спермия — клеточных стенок не возникает. Следовательно, некоторые клетки оказываются двух- и трехъядерными и, следовательно, изменяется ядерно-плазменное отношение. Следующая волна делений может охватить все ядра таких клеток. При этом две фигуры деления ядер спермия и яйцеклетки могут оказаться поблизости,

становится возможным их объединение (как при постмитотическом типе оплодотворения) и образование двух триплоидных ядер или при частичном объединении фигур деления возможно возникновение триплоидного, диплоидного и гаплоидного ядер.

Таким образом, при семигамии наблюдается еще больший разрыв во времени между проникновением спермия в яйцеклетку и объединением наборов хромосом спермия и яйцеклетки, чем при постмитотическом типе оплодотворения. При эугамии объединение геномов происходит при образовании зиготы, а при семигамии это объединение может произойти в процессе дальнейшего развития и тогда клеткой с объединенными материнскими и отцовскими наборами хромосом окажется только одна клетка зародыша, а зародыш по плоидности ядер будет мозаичным.

Итак, явление семигамии, с которым мы встречались у *R. laciniata* — это по существу растянутый во времени и не полностью завершенный процесс оплодотворения. Это позволяет расширить наши представления о процессе оплодотворения и функциях гамет. Помимо основной функции мужских гамет как передатчиков отцовских наследственных факторов вскрывается и другая, не менее важная их функция — активация ядра яйцеклетки, побуждение его к делению. При нормальном оплодотворении эти функции как бы слиты воедино и поэтому не так явно различимы. При семигамии последняя функция спермия проявляется весьма отчетливо. Одно только проникновение спермия в яйцеклетку у рудбекии выводит ее ядро из интерфазного состояния и побуждает его в дальнейшем к началу митоза. Очень сходное явление наблюдается и при псевдогамии — ядро яйцеклетки активируется внедрившимся в нее спермием и начинает делиться, но этим роль спермия здесь исчерпывается, так как он погибает. При псевдогамии спермий, вероятно, полностью утрачивает функцию передатчика наследственной информации и у него сохраняется только функция активации ядра яйцеклетки. Некоторые случаи псевдогамии также отмечались у рудбекии; так, Батталия (1955) отметил ее у *R. sullivantii.*

Такие явления распространены в природе. Они встречаются и в мире животных. Известно, что караси в некоторых прудах представлены только женскими экземплярами; тем не менее они мечут икру и из нее развиваются мальки (Гинзбург, 1969; Гинзбург, Детлаф, 1969). Оказывается для этой икры достаточно воздействия спермы чужих рыб, которая не проникает в икринку, а только стимулирует ее развитие. Подобное же явление наблюдается и у другой рыбы — амазонской черной молли (Hubbs, 1955), у которой известны только женские особи. Стимулирует развитие ее икры без оплодотворения сперма рыбки другого вида. Такого рода данные получены и экспериментально.

Явление семигамии увеличивает многообразие форм оплодотворения у покрытосеменных. Возникает вопрос — как следует рассматривать это явление — как оплодотворение или как апомиксис? Батталия, открывший это явление, называет этот процесс оплодотворением, но сам классифицирует его и как апомиксис (Battaglia, 1963). Другие авторы (Магешвари 1954; Поддубная-Арнольди, 1964) относят этот процесс к апомиксису. Я. С. Модилевский (1948) определяет семигамию как не дошедшее до конца двойное оплодотворение. Различные проявления семигамии показывают, что нельзя провести резкой границы между оплодотворением и апомиксисом. Однако если учесть, что среди всех известных нарушений процесса оплодотворения оно является самым значительным, его можно классифицировать как апомиксис (Солнцева, 1969). Мы рассматриваем семигамию как процесс, стоящий на грани апомиксиса и амфимиксиса.

Теперь относительно термина «семигамия». Термин «semigamy», введенный Батталия (Battaglia, 1945) довольно сложен лингвистически. Слово семи (semi) имеет латинское происхождение и означает половину (полу); гами (gamy) — греческое слово (гамос — брак). По лингвистическим требованиям при образовании терминов возможно сочетание слов только одного языка. Следовательно, если сохранить общеупотре-

бительный термин гамия, то его надо сочетать со словом геми. Гемигамия (как и семигамия, по Батталия) в переводе на русский язык — полубрак, полуобъединение. Поэтому термин семигамия следует заменить термином гемигамия, тем более, что в анатомии растений слово геми уже применялось; например, полуобращенная семяпочка называется гемитропной, а полукруговой цветок гемициклическим; имеются такие термины, как гемиксерофиты, гемикриптофиты и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. (1947). Митотическая гипотеза двойного оплодотворения. ДАН СССР, 57, 4. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1952). К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса опыления. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 3. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Докт. дисс. БИН, Л. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. ж., 42, 11. — (Герасимова Е.) Gerasimova H. (1933). Fertilization in *Crepis capillaris* (L.) Wall. La Cellule, 42. — Гинзбург А. С. (1969). Оплодотворение рыб и проблема полиспермии. — Гинзбург А. С., Т. А. Детлаф. (1969). Развитие осетровых рыб. — Гуляев В. А., Е. Н. Герасимова-Навашина. (1968). Изучение процесса оплодотворения с помощью электронного микроскопа. В кн.: Матер. Всес. симпозиума по эмбриологии растений. . . Киев. — Дворянкина А. Г., С. С. Замотайлов, М. В. Чумак. (1971). Экспериментальная гаплоидия у кукурузы и клещевины. В кн.: Симпозиум по апомиксису растений. Тезисы. Тбилиси. — Ильина Г. М. (1968). Об особенностях тапетума у ряда представителей семейства *Papaveraceae* B. Guss. В кн.: Рефераты докладов Всес. межвуз. конференции по морфологии растений. М. — Козлов В. Е. (1951). Цитологический анализ оплодотворения гороха в связи с явлениями наследования признаков отцовских форм. ДАН СССР, 81, 2. — Коробова С. Н. (1962). К эмбриологии кукурузы. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Коробова С. Н. (1968). Современное состояние вопроса о движении спермиев в процессе оплодотворения. Матер. Всес. симпозиума по эмбриологии растений. . . Киев. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Мовсесян С. Н. (1964). Процесс оплодотворения у *Rudbeckia maxima*. Изв. АН Армянск. ССР, XVII, 2. — Мовсесян С. Н. (1968). Сравнительное цитоэмбриологическое исследование некоторых видов рудбекий. В кн.: Матер. Всес. симпозиума по эмбриологии растений. . . Киев. — Мовсесян С. Н. (1970). Цитоэмбриологическое исследование апомиксиса у представителей рода *Rudbeckia*. В кн.: Апомиксис и селекция. — Мовсесян С. Н. (1971). Развитие женского гаметофита у *Rudbeckia speciosa* Wender. В кн.: Симпозиум по апомиксису растений. Тезисы. Тбилиси. — Мовсесян С. Н., А. М. Багдасарян. (1965). Развитие микроспор у *Rudbeckia speciosa*. Изв. АН Армянск. ССР, XVIII, 10. — Мовсесян С. Н., А. М. Багдасарян. (1966). Поведение антиподального аппарата *Rudbeckia speciosa*. Биол. ж. Армении, XIX, 7. — Модилевский Я. С. (1948). Апомиксис у покрытосеменных растений. Бот. ж. АН УССР, 5, 2. — Навашин М. С. (1968). К истории открытия двойного оплодотворения. В кн.: Матер. Всес. симпозиума по эмбриологии растений. . . Киев. — Навашин С. Г. (1900а). Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. В кн.: С. Г. Навашин (1951). Избр. труды, 1. — Навашин С. Г. (1900б). О процессах оплодотворения у некоторых двудольных. В кн.: С. Г. Навашин (1951). Избр. труды, 1. — Навашин С. Г. (1927). Опыт структурного изображения свойств половых ядер. В кн.: С. Г. Навашин, (1951). Избр. труды, 1. — Печеницын В. П. (1965). К эмбриологии тюльпана Введенского. Узб. биол. ж., 2. — Печеницын В. П. (1972). Развитие зародышевого мешка Fritilaria-типа у некоторых среднеазиатских видов *Tulipa*. Бот. ж., 57, 2. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Поддубная-Арнольди В. А. и В. И. Дианова. (1937). Характер размножения некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов рода *Taraxacum*. Бот. ж., 22, 3. — Романов И. Д. (1957). Зародышевый мешок в роде *Tulipa*. ДАН СССР, 115, 5. — Романов И. Д. (1966). Специфические особенности развития пыльцы злаков. ДАН СССР, 169, 2. — Романов И. Д. (1968). Специфические особенности развития пыльцы злаков и их таксономическое значение. Рефераты докладов Всес. межвуз. конференции по морфологии растений. М. — Савина Г. И. (1964). Оплодотворение у *Cypripedium calceolus* L. Бот. ж., 49, 9. — Савина Г. И. (1965). Развитие половых элементов и процесс оплодотворения у некоторых видов *Orchis*. Бот. ж., 50, 7. — Солнцева М. П. (1968). О поведении спермиев в зародышевом мешке *Rudbeckia laciniata*. В кн.: Матер. Всес. симпозиума по эмбриологии растений. . . Киев. — Солнцева М. П. (1969). Эмбриологическая классификация апомиксиса покрытосеменных. Генетика, 5, 8. — Солнцева М. П. (1971а). О поведении ядер половых клеток и образовании мозаичного зародыша при семигамии у *Rudbeckia laciniata* L. ДАН СССР, 197, 1. — Солнцева М. П. (1971б). О полярности зародышевого мешка и морфологии зародыша *Rudbeckia laciniata* L. В. В кн.: Матер. V Всес. совещ. по эмбриологии растений. Кишинев. — Battaglia E.

(1945). Fenomeni citologici nuovi nella embriogenesi («semigamia») e nella microsporogenesi («Doppio nucleo di restituzione») di *Rudbeckia laciniata* L. (nota preventiva). Nuovo Giorn. Bot. Ital., 52, 1. — Battaglia E. (1946). Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). VIII. Semigamia in *Rudbeckia laciniata* L. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 53, 3—4. — Battaglia E. (1947a). Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). IX. Le anomalie del gametofito femminile cellula rizzato di *Rudbeckia laciniata* L. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 54, 1—2. — Battaglia E. (1947б). Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). X. Le anomalie della meiosi durante la microsporogenesi di *Rudbeckia laciniata* L., con particolare riguardo alla formazione del nucleo di restituzione. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 54, 3—4. — Battaglia E. (1947в). Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*), XI. Semigamia in *Rudbeckia speciosa*. Wender. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 54, 3—4. — Battaglia E. (1954). Semigamie chez *Rudbeckia sullivantii* Boynton et Beadle. VIII Congr. Int. Bot. Paris. Rapp. et Common. Sect. '8. — Battaglia E. (1955). Unusual cytological features in the apomictic *Rudbeckia. sullivantii* Boynton et Beadle. Caryologia, 8, 1. — Battaglia E. (1963). Recent advances in the embryology of Angiosperms. Apomixis. — Carniel K. (1963). Das Antherentapetum. Österr. Bot. Zeit., 110, 2—3. — Cebrat J. (1969). Development of polyploid pollen grains in alfalfa (*Medicago media* Pers.). Acta Soc. Bot. Poloniae, 38, 3. — Diboll A. G. (1968). Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization. Amer. J. Bot., 55, 7. — Fagerlind F. (1946). Sporogenesis, Embryosackentwicklung und pseudogame Samenbildung bei *Rudbeckia laciniata* L. Acta Horti Bergiani, 14. — Godineau J. C. (1966). The ultrastructure of the embryosac in *Crepis tectorum* L. Cells of micropylar end. C. R. Acad. Sci., 265, 12. — Guignard L. (1900). Nouvelles recherches sur la double fecondation cher Angiosperms. C. R. Acad. Sci., 131. — Hiramoto J. (1962). Microinjection of the live spermatozoa into sea urchin eggs. Exptl. Cell. Res., 27. — Hubbs C. L. (1955). Hybridization between fish species in nature. Systematic Zool., 4. — Jensen W. A. (1965). The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. Amer. J. Bot., 52, 8. — Maheshwari P. a. A. R. Srinivasan. (1944). A contribution to the embryology of *Rudbeckia bicolor* Nutt. New Phytologist, 43. — Rosenberg O. (1926). Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung. Hered. Genet. Arhkiv, 8, 3. — Thomas P. T. (1940). Reproductive versality in Rubus. II. The chromosome and development. J. Genet., 40. — Vazart B. et J. Vazart. (1965). Infrastructure de l'ovule de Lin *Linum usitatissimum* L. Les cellules du sac embryonnaire. C. R. Acad. Sci., 261, 17.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 7 VI 1972).

SUMMARY

In *Rudbeckia laciniata* both normal process of fertilization following the premitotic type and semigamy can be observed. In the course of semigamy in some cases the fusion of nuclei, the production of gametes, take place in their n-th generation, when during the mitosis the male and female nuclei come close to each other, and thus the process of fertilization is as if completed. This results in the formation of large (probably, triploid) nuclei. Karyogamy is not always observed, and only in some cells of the embryo. The majority of embryo cells contain non-fertilized maternal diploid nuclei; in some cells haploid nuclei, derivatives of spermium are present. The embryo proves to be mozaic, its cells contain nuclei, different in origin and ploidy.

Semigamy is regarded as a very prolonged and not fully completed process of fertilization. In addition to the main function of male gametes as transmitters of paternal information, one more function not less important is demonstrated — the activation of the egg cell nucleus bringing forth its division. The author suggests substitution of the term semigamy by the linguistically more correct term «hemigamy» fully reserving the meaning implied in the concept of the phenomenon.

УДК 547.458.88 : 581.821 : 581.43 : 582.683.2

Е. М. Бармичева и М. Ф. Данилова

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕКТИНОВЫХ ВЕЩЕСТВ В КЛЕТОЧНЫХ СТЕНКАХ КОНЧИКА КОРНЯ *RAPHANUS SATIVUS* L. ПО ДАННЫМ ГИСТОХИМИИ

E. M. BARMICHEVA AND M. F. DANILOVA. THE DISTRIBUTION OF PECTIC SUBSTANCES IN CELL WALLS OF *RAPHANUS SATIVUS* L. ROOT TIP ACCORDING TO HISTOCHEMICAL DATA

Проведено электронномикроскопическое изучение распределения пектиновых веществ в наружных клеточных стенках корня редиса с применением различных красителей — рутения красного и алцианового синего. Алциановый синий оказался лучшим реагентом на пектиновые вещества в клеточной стенке, позволяющим судить о характере их распределения. В наружных клеточных стенках ризодермы и чехлика можно выделить несколько слоев, различающихся по характеру отложения пектиновых веществ. Наибольший объем занимает слизистый слой.

Стенки эпидермальных клеток корня и клеток чехлика представляют собой один из структурных компонентов системы поглощения веществ. Это определяет важность изучения их химического состава и тонкой структуры.

Распределение веществ, составляющих оболочку клеток корня, и закономерности развития оболочки в связи с динамикой секреторной активности клеток изучаются разными методами. Больше всего сведений имеется относительно клеточной стенки волоска. На основании данных световой и электронной микроскопии установлено, что клеточная стенка волоска неоднородна. Наружный слой состоит из слизи, покрывающей весь волосок и образующей мощный колпачок на его верхушке (Frey-Wyssling a. Mühlethaler, 1950; Dawes a. Bowler, 1959). Под слоем слизи некоторые исследователи находили тонкую кутикулу (Scott, и др., 1956; Dawes a. Bowler, 1959); другие наличие кутикулы под слизью отрицают (Frey-Wyssling a. Mühlethaler, 1950; Guttenberg, 1968).

Электронномикроскопическое и авторадиографическое изучение (Wardrop, 1959; Belford a. Preston, 1961) показывает, что микрофибриллы целлюлозного каркаса корневого волоска хаотически распределены среди пектинового матрикса во внешнем слое клеточной стенки (α-слой) и имеют правильное, параллельное оси волоска расположение во внутреннем слое (β-слой). На верхушке растущего волоска микрофибриллы характеризуются случайной ориентацией. Наружный — α-слой клеточной оболочки берет свое начало на верхушке волоска, а β-слой формируется за счет новых микрофибрилл, откладываемых по всей поверхности клетки.

Аморфный компонент клеточной стенки представлен, согласно Белфорду и Престону (Belford a. Preston, 1961), пектинами, гемицеллюлозами и некоторым количеством белка. Предполагается (Bradfute a. McLaren, 1964; Jenny, 1966), что в слизи, покрывающей поверхность клеточных стенок эпидермиса корня, имеются «макропоры», через которые незаряженные белковые частицы проникают в клеточную стенку корня. Заряд слизи и ее способность к набуханию могут меняться, и это может оказывать влияние на избирательную проницаемость слизистого слоя.

В последние годы благодаря внедрению в электронную микроскопию методов гистохимии открылась возможность для дальнейшего прогресса в изучении структуры клеточной оболочки.

Пиккет-Хипс (Pickett-Heaps, 1967, 1968) одним из первых применил гистохимическую методику для изучения природы полисахаридного матрикса клеточной стенки и слизистого слоя эпидермальных клеток корня пшеницы. Используя серебро-гексамин (реактив на альдегидные группы полисахаридов), он обнаружил наиболее интенсивную реакцию в пузырьках Гольджи и в слизи корневого чехлика. Таким образом, была продемонстрирована непосредственная связь выделения слизи с деятельностью аппарата Гольджи.

В 1969—1971 гг. опубликована серия работ французских ученых — Ролана с сотрудниками (Roland et Sandoz, 1969; Roland et Vian, 1970; Vian et Roland, 1972) и Ружье (Rougier, 1970, 1971, 1972), применивших к растительным объектам цитохимические методы, разработанные для изучения глюкозаминогликанов (кислых мукополисахаридов) животных тканей.

Метод Тиери (Thiery, 1967) позволяет выявлять альдегидные группы, образующиеся после окисления полисахаридов периодатом серебра. Клеточные полисахариды выявляются с большой степенью достоверности. Этот метод, примененный для изучения секреции полисахаридов в клеточные стенки, позволил получить новые данные о локализации предшественников этих веществ в цитоплазме (Roland et Sandoz, 1969).

Коллоидальное железо (Hale, 1957) и коллоидальный торий (торотраст, — Revel, 1964), используемые для обнаружения карбоксильных, сульфатных и фосфатных групп, также находят применение в современных гистохимических исследованиях с помощью электронной микроскопии (Roland a. Vian, 1970).

Наряду с этими новыми для растительной гистохимии методами в электронномикроскопических исследованиях тканей в последнее время получают широкое распространение старые классические методы световой микроскопии — окрашивание полисахаридов рутением красным и алциановым синим.

Рутений красный — неорганический краситель; он реагирует с кислыми полисахаридами и родственными соединениями, образуя электронно-плотные гранулы. В электронномикроскопической гистохимии этот краситель был применен Лафтом (Luft, 1964) для выявления кислых мукополисахаридов животных тканей. Пектиновые вещества — существенная часть оболочки растительной клетки — при наличии у них свободных карбоксильных групп также осаждаются рутением красным (Sterling, 1970).

Вопрос о специфичности действия рутения красного на пектиновые вещества еще не совсем ясен. По некоторым наблюдениям, он окрашивает ряд нуклеиновых кислот и окисленную целлюлозу (Sterling, 1970). Однако эти наблюдения единичны. В общем рутений красный рассматривается как один из реактивов на пектин и применяется в световой и электронной микроскопии. Самым существенным недостатком его, по данным некоторых исследователей, является то, что он плохо проникает через неповрежденные клеточные мембраны (Luft, 1966a, б; Martínez-Palomo, 1970).

В самое последнее время в световой и электронной гистохимии стал все чаще употребляться алциановый синий. Алциановый синий — поливалентный основной краситель — производное медь-фталоцианина, связывается со свободными карбоксильными и сульфатными группами кислых полисахаридов (Quintarelli, Scott, Dellovo, 1964; Quintarelli, Dellovo, 1965). Судя по литературным данным, действие алцианового синего более или менее сходно с действием рутения красного. Некоторые исследователи указывают на большую специфичность алцианового синего в отношении кислых мукополисахаридов (Mowry, 1956, 1963). Бенеш (Beneš, 1968) подчеркивает особую прочность и избирательность окрашивания алциановым синим стенки растительной клетки.

В электронной микроскопии алциановый синий был применен Ротманом (Rothman, 1969), Бенке и Целандером (Behnke a. Zelander, 1970) для выявления мукополисахаридного примембранного слоя в клетках тканей крысы. Эти авторы отмечают идентичность окраски кислых мукополисахаридов рутением красным и алциановым синим. Для растительных объектов алциановый синий был использован Паркером и Диболлом (Parker a. Diboll, 1966). Химические свойства алцианового синего и особенности его применения в гистохимии детально изучены в работах Скотта с сотрудниками (Scott, Quintarelli a. Dellovo, 1964; Quintarelli и др., 1964; Quintarelli a. Dellovo, 1965; Scott a. Dorling, 1965; Scott, 1970).

Основываясь на изложенных выше данных, мы применили рутений красный и алциановый синий для изучения распределения кислых полисахаридов пектиновой природы в оболочках клеток, составляющих эпидермис корня.

Материал и методика

В качестве объекта использовались корни трехдневных проростков редиса *Raphanus sativus* L. сорта Ледяная сосулька. Корни разрезались на кусочки длиной 0.5 см каждый. Фиксация проводилась в 3%-м растворе глутарового альдегида в течение 1.5 часов, затем следовала промывка в фосфатном буфере и постфиксация в 2%-м растворе OsO_4 в течение 4 часов. Все процедуры проходили при комнатной температуре. При проведении окрашивания рутением красным он (в концентрациях 0.1% и 1%) добавлялся к растворам глутарового альдегида, промывочного буфера и OsO_4. Алциановый синий (0.1% и 1%) добавлялся лишь к раствору глутарового альдегида.

В качестве контроля к гистохимическим экспериментам служили препараты эпидермиса корня, полученные при фиксации глутаровым альдегидом с постфиксацией OsO_4. Контрастирование производилось на сеточках цитратом свинца.

Результаты

На табл. I, *а* (см. вклейку) представлен фрагмент зрелой клетки эпидермиса. В наружной стенке выделяется внутренняя зона, заполненная волокнистым материалом с волокнами, параллельными поверхности клетки. Кнаружи от этой зоны находится обширная область, видимо, занятая слизью, в которой также различается волокнистая структура — рыхлая сеть тонких нитей с точечными узелками.

Наружная стенка корневого чехлика (табл. I, *б*) мало отличается от наружной стенки эпидермальной клетки, но здесь наружная зона характеризуется более рыхлым расположением волокнистых элементов.

Окрашивание рутением красным. Рутений красный применялся нами в двух концентрациях: 0.1% и 1%. В первом случае прокрашивание было слабым. Препараты мало отличались от контрольных. Вид клеточных оболочек эпидермальной клетки и клетки чехлика, окрашенных 1%-м раствором рутения красного, показан на микрофотографиях (табл. II, см. вклейку). Краска осаждается по всей толщине оболочки, а на поверхности ее обособляется своеобразная «бахрома». Оболочка сильно уплотняется и в соответствии с этим ее толщина уменьшается (по сравнению с контрольными срезами). Некоторые деструктивные изменения отмечаются в цитоплазме.

Окрашивание алциановым синим. Алциановый синий также применялся в двух концентрациях — 0.1% и 1%. Лучшие результаты получены при использовании 1% раствора.

На табл. III, *а* (см. вклейку) представлен фрагмент наружной стенки дифференцированной эпидермальной клетки. На снимке хорошо выяв-

ляются различные по содержанию пектиновых веществ слои клеточной оболочки. Обращают на себя внимание темные включения в пространство между плазмалеммой и оболочкой, обычно не встречаемые на контрольных препаратах. Кроме этих сгустков плотного вещества, в этой же зоне выявляются тонковолокнистые структуры.

Внутренний слой оболочки характеризуется довольно плотным расположением волокнисто-гранулярных элементов, типичных для пектиновых отложений. Между внутренним слоем и наружными мощными отложениями пектиновых веществ выявляется тонкая полоска гомогенного электроннопрозрачного вещества.

В наружной зоне клеточной стенки также можно отметить по меньшей мере два довольно резко отличающихся друг от друга слоя: внутренний с тонковолокнистой структурой, с густым и более или менее равномерным распределением волокнистого компонента, и наружный с более грубыми волокнисто-гранулярными структурами, рыхло и неравномерно распределенными. По-видимому, в этой наружной зоне периферическая часть относится не к эпидермальным клеткам, а к внутренним оболочкам клеток чехлика, остатки которых («тени») еще присутствуют в данном случае на поверхности корня.

На следующей фотографии (табл. III, *б*) при большем увеличении изображен фрагмент наружной стенки эпидермальных клеток уже без остаточных слоев чехлика.

Слоистость клеточной стенки и здесь выражена отчетливо: внутренний слой отличается наиболее плотной упаковкой волокнистых компонентов; за ним располагается узкая светлая прослойка, далее следует широкая зона, в которой окрашенные волокнистые элементы располагаются почти под прямым углом к поверхности клетки: снаружи находится толща слизи с рыхло расположенными волокнистыми элементами, подвергающимися уплотнению на самой поверхности.

Таким образом, с помощью алцианового синего выявляется довольно сложная картина распределения пектиновых веществ в наружной стенке эпидермальных клеток корня.

Не менее сложным оказывается распределение пектина также и в клеточных оболочках корневого чехлика.

На табл. IV и V (см. вклейку) представлены фрагменты клеток чехлика на разных стадиях развития. У молодых клеток (табл. IV) в клеточной стенке можно различить три зоны: самая внутренняя отличается плотным параллельным расположением волокнистых структур, — это собственно клеточная стенка; кнаружи от нее находится слизистый слой, распадающийся по структуре частиц на две зоны — внутреннюю, с тонкой сетчатой структурой гранулярно-волокнистого компонента (осажденные алциановым синим частицы пектиновых веществ), и наружную, с рыхлым расположением крупных гранулярно-волокнистых частиц.

Ко времени завершения дифференциации клеток чехлика слизь не только в большом количестве выделяется в оболочку, но и откладывается в полости клетки. Выделение обильной слизи на поверхность клетки и ее набухание приводят к распадению клеток чехлика и последующему «сползанию» их с поверхности корня. Обособление клеток наружного слоя чехлика вследствие ослизнения оболочек зафиксировано на табл. V, *а*. Видно расхождение клеток чехлика по радиальным и тангентальным стенкам вследствие набухания пектиновых веществ, составляющих срединную пластинку. Клетки отделяются друг от друга широкими промежутками, занятыми слизистым веществом. Структура слизи, заполняющей полость клеток чехлика, примерно такая же, как и слизи, скапливающейся между клетками (табл. V, *б*).

Повсеместно в протодерме корня и в молодых клетках чехлика наблюдались сгустки плотного вещества между плазмалеммой и оболочкой, а также мелкие темные капли на наружной поверхности плазмалеммы (табл. VI, см. вклейку).

Заключение

Алциановый синий по сравнению с рутением красным оказался лучшим реагентом, позволяющим получить детальную картину распределения пектиновых веществ в клеточной стенке.

Наружная стенка эпидермальных клеток корня, согласно полученным данным, характеризуется довольно сложным распределением пектиновых веществ. В клеточной стенке можно выделить несколько слоев пектиновых веществ, различающихся по плотности распределения гранулярно-волокнистых частиц осажденного пектина, а также по характеру их расположения. Поскольку в нативном состоянии пектиновые вещества аморфны, ориентация осажденных при обработке алциановым синим частиц, по-видимому, в какой-то степени отражает ориентацию скелетных компонентов оболочки — микрофибрилл целлюлозы.

Судя по приведенным фотографиям, внутреннюю часть оболочки составляют параллельно ориентированные микрофибриллы целлюлозы, небольшие промежутки между которыми заняты пектиновыми веществами матрикса. В следующей довольно узкой зоне оболочки алциановый синий не дает реакции на пектиновые вещества. Можно предположить, что это зона чистой целлюлозы или целлюлозы (ее микрофибрилл) с матриксом не пектиновой природы. Кнаружи от этой зоны частицы преципитата пектиновых веществ располагаются беспорядочно и рыхло, уплотняясь только на самой поверхности. Это уплотнение пектинового преципитата на поверхности клетки свидетельствует об относительном повышении концентрации пектиновых веществ, в то время как в глубже лежащих слоях они сильно «разбавлены» другими веществами.

В наружных стенках клеток чехлика не выявляется слой, лишенный пектиновых веществ. В остальном картина их распределения близка к описанной для эпидермальных клеток.

По-видимому, отложение плотного вещества между оболочкой и плазмалеммой можно трактовать как преципитат кислых полисахаридов, выделяемых цитоплазмой и внедряющихся затем в клеточную стенку и слизистый слой. Отсутствие осадка в самой цитоплазме может трактоваться двояко: или краситель не способен проникать через неповрежденную плазмалемму, как это установлено Лафтом (1966б) для рутения красного, или нужно допустить, что окончательное формирование кислых полисахаридов происходит за плазмалеммой.

ЛИТЕРАТУРА

Behnke O. a. F. Zelander. (1970). Preservation of intercellular substances by the cationic dye alcian blue in preparative procedures for electron microscopy. J. Ultrastr. Res., 31, 5—6 : 424—438. — Belford D. S. a. R. D. Preston. (1961). The structure and growth of root hairs. J. Exper. Bot., 12, 34 : 157—168. — Beneš K. (1968). On the stainability of plant cell walls with alcian blue. Biol. Plantarum, 10, 5 : 334—346. — Bradfute O. E. a. A. D. McLaren. (1964). Entry of protein molecules into plant roots. Physiol. Plantarum, 17 : 667—675. — Dawes C. J. a. E. Bowler. (1959). Light and electron microscope studies of the cell wall structure of the root hairs of *Raphanus sativus*. Amer. J. Bot., 46, 8 : 561—566. — Frey-Wyssling A. a. K. Mühlethaler. (1950). Bau und Funktion der Wurzelhaare. Schweiz. Landwirtsch. Monatshefte, 28, 6 : 212—219. — Guttenberg H. von. (1968). Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Encyclopedia of plant anatomy, 8, 5. — Hale A. J. (1957). Histochemistry of polysaccharides. Internat. Rev. Cytol., 6 : 193—263. — Jenny H. (1966). Pathways of ions from soil into root according to diffusion models. Plant a. soil, 25, 2 : 265—289. — Luft J. H. (1964). Electron microscopy of cell extraneous coats as revealed by ruthenium red staining. J. Cell Biol., 23, 2. — Luft J. H. (1966a). Fine structure of capillary and endocapillary layer as revealed by ruthenium red. Feder. Proceed., 25, 6, part 1 : 1773—1783. — Luft J. H. (1966b). Fine structure of nerve and muscle cell membrane permeability to ruthenium red. Anat. Record, 154, 2 : 379. — Martinez-Palomo A. (1970). The surface coats of animal cells. Intern. Rev. Cytol., 29 : 29—76. — Mowry R. W. (1956). Alcian blue technics for the histochemical study of acidic carbohydrates. J. Histochem. Cytochem., 4, 5 : 407A. — Mowry R. W. (1963). The special value of methods that color both acidic and vicinal hydroxyl groups in the histochemical study of mucins. With revised directions for the colloidal iron stain, the use of alcian blue 8GX and their combinations with the periodic

acid Schiff reaction. Ann. New York Acad. Sci., 106, 2 : 402—423. — Q u i n t a r e l l i G., J. E. S c o t t a. M. C. D e l l o v o. (1964). The chemical and histochemical properties of alcian blue. III. Chemical blocking and unblocking. Histochemie, 4, 2 : 99—112. — Q u i n t a r e l l i G. a. M. C. D e l l o v o. (1965). The chemical and histochemical properties of alcian blue. IV. Further studies on the methods for the identification of acid glucosaminoglycans. Histochemie, 5, 3 : 196—209. — P a r k e r B. a. A. G. D i b o l l. (1966). Alcian stains for the histochemical localization of acid and sulfated polysaccharides in algae. Phycology, 6, 1 : 37—46. — P i c k e t t-H e a p s J. D. (1967). Preliminary attempts at ultrastructural polysaccharide localization in root tip cells. J. Histochem. Cytochem., 15, 8 : 442—455. — P i c k e t t - H e a p s J. D. (1968). Further ultrastructural observations on polysaccharide localization in plant cells. J. Cell Sci., 3, 1 : 55—64. — R e v e l J. P. (1964). A stain for the ultrastructural localization of acid mucopolysaccharides. J. Microscopie, 3, 6 : 535—544. — R o l a n d J.-C. et D. S a n d o z. (1969). Détection cytochimique des sites de formation de polysaccharides prémembranaires dans les cellules végétales. J. Microscopie, 8, 2 : 263—268. — R o l a n d J.-C. et B. V i a n. (1970). Précision sur la localisation et les caractères ultrastructuraux de polysaccharides acides dans les cellules végétales. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 271 : 572—575. — R o t h m a n A. H. (1969). Alcian blue an electron stain. Exper. Cell Res., 58, 1 : 177—179. — R o u g i e r M. (1970). Origin des polysaccharides péctiniques de cells dans la paroi des cellules végétales — étude cytochimique. VII Congr. Intern. Microsc. Électron. Grenoble, 2. — R o u g i e r M. (1971). Étude cytochimique de la secrétion des polysaccharides végétaux à l'aide d'un matériel de choix: les cellules de la coiffe de *Zea mays*. J. Microscopie, 10, 1 : 67—82. — R o u g i e r M. (1972). Étude cytochimique des squamales d'*Elodea canadensis*. Mise en evidence de leur sécrétion polysaccharidique et de leur activité phosphatasique acide. Protoplasma, 74, 1—2 : 113—131. — S c o t t J. E. (1970). Histochemistry of alcian blue. I. Metachromasia of alcian blue, Astrablau and other cationic phtalocyanin dyes. Histochemie, 21, 3 : 277—285. — S c o t t F. M., K. C. H a m n e r, E. B a k e r a. E. B o w l e r. (1956). Electron microscope studies of cell wall growth in the onion root. Amer. J. Bot., 43, 4 : 313—324. — S c o t t J. E., G. Q u i n t a r e l l i a. M. C. D e l l o v o. (1964). The chemical and histochemical properties of alcian blue. I. The mechanism of alcian blue staining. Histochemie, 4, 2 : 73—85. — S c o t t J. E. a. J. D o r l i n g. (1965). Differential staining of acid glycosaminoglycans (mucopolysaccharides) by alcian blue in salt solutions. Histochemie, 5, 3 : 221—233. — S t e r l i n g C. (1970). Crystal structure of ruthenium red and stereochemistry of its pectic stain. Amer. J. Bot., 57, 2 : 172—175. — T h i e r y J. P. (1967). Mise en évidence de muco-et glycoprotéines dans l'appareil de Golgi. J. Microscopie, 6, 7 : 987—1017. — V i a n B. et J.-C. R o l a n d. (1972). Différentiation des cytomembranes et renouvellement du plasmalemme dans les phénomenes de sécrétions végétales. J. Microscopie, 13, 1 : 119—136. — W a r d r o p A. B. (1959). Cell wall formation in root hairs. Nature, 184, 4691 : 996—997.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 II 1973).

SUMMARY

An electron microscopic study of the distribution of pectic substances in external cell walls of radish root has been carried out using — ruthenium red and alcian blue stains. The alcian blue proved to be a better reagent for pectic substances in the cell wall, allowing to judge upon the kind of their distribution. In external cell walls of rhizoderma and cap several layers can be distinguished, differing in the character of pectic substances deposits. The largest volume is occupied by the slime layer.

УДК 93/99 : 634.511 : 634.948 (235.216)

Р. С. Верник

К ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ ОРЕХОВЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

R. S. VERNIK. ON THE HISTORY OF FORMATION OF NUT-FORESTS IN WESTERN TIEN-SHAN

Приводятся палеоботанические данные о распространении грецкого ореха в третичном периоде. Отмечены его биологические, экологические и фитоценотические особенности, соответствующие или не соответствующие современным условиям его обитания. Дан анализ флоры орехового леса бассейна р. Чирчик. На основании этих данных раскрываются пути формирования сообществ орехового леса в Западном Тянь-Шане.

В горах Средней Азии расположены самые крупные в мире массивы естественных лесов из грецкого ореха *Juglans regia* L. Их своеобразие, резкое отличие облика, флористического состава и экологических особенностей от других растительных формаций гор всегда привлекали к ним мысль ботанико-географов.

С. И. Коржинский (1899), следуя взглядам А. Н. Краснова (1888), указывал на происхождение горных лесов Средней Азии из местной третичной лесной растительности. М. Г. Попов (1927, 1938, 1950) относил грецкий орех к флоре «гинкго», которая в палеогене занимала господствующее положение в Старом и Новом свете в северном полушарии, в конце неогена наступившим похолоданием была несколько смещена к югу, а после оледенений сохранилась лишь фрагментами в Южной Европе, в области Древнего Средиземья и более полно в Юго-Восточной Азии.

Е. М. Лавренко (1938) также рассматривал широколиственные горные леса Средней Азии как рефугиум третичной растительности. Это было подтверждено дальнейшими исследованиями ореховых лесов Южной Киргизии, проведенными Е. М. Лавренко и С. Я. Соколовым (1949) и К. В. Арнольди (1949). Последний установил, что энтомофауна ореховых лесов во многих своих чертах носит несомненно реликтовый характер, а занос целых фрагментов таких древних биоценозов невозможен.

Иную точку зрения высказал М. В. Культиасов (1952), основное значение придававший различным миграциям в четвертичный период, а также И. В. Выходцев (1958, 1967), считавший ореховые леса образованием голоценового возраста.

К. З. Закиров (1955) на основании анализа флоры бассейна р. Зеравшан пришел к заключению, что современные флора и растительность Средней Азии возникли на базе третичной растительности, трансформированной под влиянием изменившихся «условий среды (прежде всего климатических), играющих роль в эволюции органического мира, в перерождении растений и в аутохтонном формировании растительности». Далее он указывает, что связующими звеньями между современной растительностью и древней, существовавшей в иных климатических условиях, являются «кленовики, березняки, ореховые и чинаровые рощи, мальволистная смородина, гранат, инжир, виноград и другие породы широко-

лиственной древесно-кустарниковой растительности . . ., которые представляют тип растительности с сильным третичным ядром» (стр. 170—176).

Е. П. Коровин (1961) также считал, что лесная растительность Средней Азии формировалась на базе палеогеновой тургайской флоры, однако с оговоркой, что в неогене имели место горные миграции из Восточной Азии. П. Н. Овчинников (1971) рассматривает ореховые леса как древневосточносредиземную растительность не только по современному ареалу, но и по генезису.

Накопленный в настоящее время большой палеоботанический материал позволяет считать автохтонное развитие растительности Средней Азии вполне достоверным. В. С. Корнилова (1966) на основании палеоботанического материала довольно полно воссоздает историю формирования древесной растительности Казахстана от мелового периода до голоцена, не прибегая к миграционным теориям.

Древность существования широколиственных лесов и в их составе грецкого ореха на территории Средней Азии не вызывает сомнений. В верхнемеловых отложениях северо-западных отрогов хр. Каратау найдены *Juglans crossii* Knowlton,[1] *Betulites westii* Lesq., *Laurus plutonia* Heer, *Platanus newberryana* Heer, *P. populina* Jarmol., *P. cuneifolia* Bronn., *Quercus johnstrupii* Heer и другие мезофильные древесные породы (Самсонов, 1966). В спорово-пыльцевом комплексе третичных отложений Средней Азии известно не менее трех видов рода *Juglans*, встречавшихся совместно с *Carya*, *Platycarya*, *Myrica*, *Ginkgo*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*, *Quercus*, *Picea*, *Abies*, *Pinus* и другими растениями на Устюрте, в Приаралье, в Кызылкуме, Ферганской депрессии, на Памире, в Северной Киргизии (Сикстель и Худайбердыев, 1968).

Считают, что предком *Juglans regia* является ныне вымерший *Juglans acuminata* A. Br. Его ископаемые остатки эоцен-олигоценового возраста найдены в Гренландии, по среднему Днепру, на Арало-Каспийской низменности (Кара-Сандык, Чеган), около Томска, в Алтае (Ашутас), по Уссури, на Камчатке, на п-ове Корея и на о. Сахалин (Васильев, 1958, 1969). В позднем миоцене он уже был распространен по всей Евразии до Пиренейского полуострова на запад (Engler u. Prantl, 1894; Криштофович, 1934, 1962; Палибин, 1937; Никитин, 1948; Горбунов, 1951; Колаковский, 1964; Жилин, 1968, и др.).

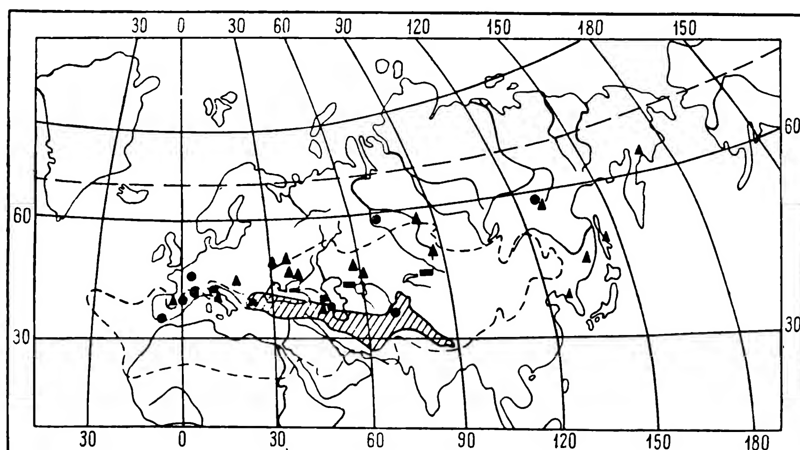
Наиболее древние ископаемые остатки *J. regia* известны из позднемиоценовых отложений Мамонтовой горы на р. Алдан, где он найден совместно с *J. cinerea* L., *J. acuminata*, *Magnolia* sp., *Alnus* cf. *kefersteinii* Ung., *Carpinus grandis* Ung. и др. (Дорофеев, 1969). В плиоценовых слоях *J. regia* был найден в бассейне р. Кодор (восточное Закавказье) совместно с *J. acuminata*, *J. cinerea*, *J. ungeri*, *Carya denticulata* и другими широколиственными породами (Колаковский, 1964). Примерно к этому времени принадлежат ископаемые находки из Испании и Франции (Палибин, 1937). Таким образом, ареал ископаемого *J. regia* всегда был много у́же, чем его предполагаемого предка *J. acuminata* и в основном располагался по северному побережью моря Тетис (см. рисунок). Формирование этого вида мы связываем с активным горообразовательным процессом, начавшимся в миоцене, а в плиоцене охватившим все побережье Древнего Средиземья. Он возник и расселился в условиях горного, более умеренного, климата с характерной для Средиземноморья периодичностью выпадения осадков. Это могло иметь место в северо-восточной части Древнего Средиземья, где в результате активных процессов альпийского орогенеза исчез Тургайский пролив и установился относительно континентальный режим. К востоку от Тургайского пролива, судя по ископаемым остаткам, находился центр видового разнообразия рода. Из 25 известных для северного полушария ископаемых видов рода *Juglans* 18 найдены в Восточной Азии, в том числе и сохранившиеся в современной флоре *J. cinerea*, *J. regia* и

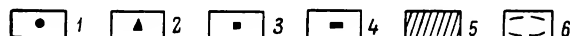
[1] Названия ископаемых видов приведены по цитируемой литературе, а современных по «Флоре Узбекистана» (1941—1962).

J. manshurica (Ильинская, 1953; Войцель, 1961; Болотникова, 1969, и др.). Отсюда по общему складчатому поясу Древнего Средиземья по мере отступления Тетиса *J. regia* распространился на юго-запад. Характер сообществ, в состав которых входил грецкий орех, судя по найденным совместно с ним видам, напоминал по разнообразию их состава современные леса Закавказья.

В плейстоцене в результате общего похолодания климата и высыхания восточной части моря Тетис ареал грецкого ореха, как и других теплолюбивых пород, сократился за счет его северной части.

Наиболее холодостойкие виды третичной флоры дали современных представителей умеренного климата, а теплолюбивые сохранились лишь в южной части области Древнего Средиземья и Восточной Азии.





Ископаемые находки *Juglans regia* L. и близких к нему видов и его современный ареал (по литературным данным с уточнениями автора)

1 — *Juglans regia* L.; 2 — *J. acuminata* A. Br.; 3 — *J. attica* Ung.; 4 — *J. zaisanica* Iljin; 5 — современный ареал *J. regia* L.; 6 — древнее Средиземье (по Лавренко, 1962)

J. regia оказался менее устойчивым к холоду и более устойчивым к засухе, чем, например, *J. cinerea*, встречавшийся до голоцена в умеренной зоне Евразии, и потому мог сохраниться лишь в более южных широтах, в том числе и в Средней Азии.

Палеоботанический материал недостаточно освещает пути формирования ореховой формации во вторую половину третичного и в четвертичный период. Нами сделана попытка использовать для этих целей помимо палеоботанических и палеогеографических материалов данные биологии, экологии и физиологии грецкого ореха и его спутников, а также анализ флоры орешников бассейна р. Чирчик в Западном Тянь-Шане.[1]

В биологии грецкого ореха сохранились признаки, свойственные растениям субтропической флоры. К ним относятся два периода роста побегов, сдвиги во времени цветения в результате запаздывания в раскрывании цветочных почек, вторичное цветение. Летние соцветия и цветки часто имеют признаки архаической структуры, так как летом условия более близки к тем, при которых происходило цветение предков грецкого ореха (Калмыков, 1948; Коровин и Туйчиев, 1948; Щепотьев, 1955; Антонюк, 1969).

Укороченный цикл роста побегов и развития почек является отличительной особенностью грецкого ореха как вида, сформировавшегося при наличии сухого периода в течение вегетационного сезона. Это свойство

[1] Ореховый лес исследованного района мало отличается по составу и структуре сообществ от орешников Южной Киргизии, хотя несколько обеднен флористически.

послужило основой для выработки холодостойкости. Как известно, растения, рано заканчивающие цикл годичного развития, легко переносят наступающие после сухого периода похолодания. В связи с этой биологической особенностью грецкий орех в условиях восточносредиземноморского климата смог сохраниться при наступивших в плейстоцене значительных похолоданиях и, потеряв менее холодо- и засухоустойчивых спутников, превратился в доминанта своеобразной формации — Juglandeta regiae.[1]

Проведенное нами и К. Талиповым изучение водного режима грецкого ореха и его спутников — алычи *Prunus sogdiana* Vass., боярышника *Crataegus turkestanica* A. Pojark. и яблони Сиверса *Malus sieversii* (Ledeb.) Roem. показало, что все они, являясь породами мезофильного склада, имеют некоторые физиологические приспособления к высокой температуре и низкой влажности воздуха. Важнейшее из них — повышенная интенсивность транспирации (Григорьев, 1963). Как у древесных пород, так и у травянистых видов орехового леса наблюдается значительно более высокая интенсивность транспирации, чем у видов широколиственных лесов умеренной зоны. Средняя за сезон интенсивность транспирации ореха составляет 0.40—0.66, у алычи 0.52—0.80, у боярышника 0.63—0.96, у яблони 0.64—0.67, у коротконожки (*Brachypodium silvaticum* (Huds.) R. B. — 0.60, у мятлика борового *Poa nemoralis* L. — 1.06, у сныти *Aegopodium tadshikorum* Schischk. — 1.11 г/г в час.

Наибольшая скорость расхода воды у ореха достигает 1.16—1.86 г/г в час. В то же время при выращивании грецкого ореха в лесостепной зоне его транспирация (0.52—0.72 г/г в час) не превышает транспирацию аборигенной растительности: дуба *Quercus robur* — (0.7—0.9) и клена *Acer platanoides* — (0.9—1.0).

В Воронежской области среднесезонная интенсивность транспирации дуба черешчатого не выше 0.33, в Ворошиловградской области (УССР) она еще ниже — 0.19 г/г в час (Силина, 1958); в Прикаспийской низменности у клена ясенелистного она колеблется в пределах 0.16—0.30, у ясеня зеленого 0.17—0.24, у вяза мелколистного 0.24—0.38 г/г в час (Хлебникова, 1958), а у травянистых дубравных видов в период затенения составляет 0.25—0.45 г/г в час (Горышина, 1955, 1969).

Транспирационный процесс у грецкого ореха отличается большей пластичностью в отношении к световому фактору, чем к температурному. Плато температурного насыщения транспирации у грецкого ореха наступает при 26—27°, а светового — изменяется в зависимости от других экологических факторов в широких пределах — от 20 до 60 тыс. люкс. Эта особенность может быть объяснена формированием вида в горных условиях, при большой солнечной радиации.

Высокая интенсивность транспирации приводит к сильному обезвоживанию тканей листа в летние месяцы. Грецкий орех и его спутники способны выносить значительное обезвоживание его тканей. По любезно предоставленным К. Талиповым неопубликованным данным, в естественных ореховых лесах бассейна р. Чирчик наименьшие за сезон показатели необратимого водного дефицита у грецкого ореха составляют 52.3%, у алычи согдийской — 50.8%, у боярышника туркестанского — 48.7%, а у яблони Сиверса — 45.1%. Такой низкий предел обезвоживания наблюдается только у очень засухоустойчивых пород, например у фисташки настоящей он опускается до 46% (Чернова, 1969). В условиях Деркульской степи (Ворошиловградская область) водный баланс древесных пород нарушается при более высокой обводненности листьев: у ясеня обыкновенного при влажности, равной 62% от сырого веса, у дуба черешчатого при 57%, у ясеня пушистого при 55% (Цельникер, 1958). В это же время эти виды в оптимальных условиях имеют меньшую сосущую силу (особенно корни), чем деревья орехового леса. По данным Л. Н. Згуров-

[1] В западной части своего ареала (Греция, Югославия) и на востоке (Западные Гималаи) грецкий орех является лишь компонентом горных широколиственных лесов и не образует формации.

ской (1958), в Деркуле при влажности почв, равной 20—21%, сосущая сила корней ясеня обыкновенного составляет 8.1 атм., у клена остролистного 7.3 атм., у дуба черешчатого 4.3 атм., а при такой же влажности почв в наших условиях у грецкого ореха она достигает 12.7 атм., у алычи 11.1 атм. Летом в дни с высокой интенсивностью транспирации сосущая сила листьев этих видов возрастает на 18—24 атм. за день.

Несмотря на большую интенсивность транспирационного процесса у эдификаторов, ореховые леса расходуют примерно столько же воды, что и широколиственные леса умеренной зоны (Зонн, 1959; Крамер и Козловский, 1963). Орешники бассейна р. Чирчик, по нашим определениям, в среднем расходуют за вегетационный период 350—450 мм влаги, а в особо благоприятных условиях водоснабжения до 1000 мм (Верник, 1970). Следовательно, потребность орехового леса во влаге примерно такая же, как и лесов умеренной зоны. Кажущееся противоречие между весьма высокой интенсивностью транспирации и относительно небольшим транспирационным расходом объясняется своеобразной структурой сообществ орехового леса, имеющих очень небольшую густоту стояния древесных пород.

Весьма значительная потребность грецкого ореха и сопутствующих ему пород в воде определяет их приуроченность к условиям достаточной водообеспеченности, когда в двухметровом слое почвы весной содержится не менее 400 мм доступной растениям влаги. В Узбекистане такие условия даже в среднем поясе гор встречаются не повсеместно, а лишь там, где выпадает не менее 800 мм осадков в год, например в бассейне р. Чирчик. Именно такие районы в условиях Средней Азии являются рефугиумами третичной лесной растительности.

Об истории формирования этой растительности можно судить по анализу флоры формации орехового леса. В пределах бассейна р. Чирчик сообщества орехового леса состоят из 232 видов высших растений, относящихся к 167 родам и 48 семействам. Более половины родов входит в состав 10 наиболее богато представленных в данной формации семейств:

Семейство	Число родов	Процент
1. *Compositae*	18	10.8
2. *Gramineae*	18	10.8
3. *Rosaceae*	13	7.8
4. *Cruciferae*	10	6.0
5. *Umbelliferae*	10	6.0
6. *Labiatae*	9	5.3
7. *Caryophyllaceae*	8	4.8
8. *Liliaceae*	7	4.2
9. *Boraginaceae*	7	4.2
10. *Leguminosae*	6	3.6
Итого	106	63.5

Как видно из табл. 1, по количеству видов наиболее богаты семейства злаков, сложноцветных, розоцветных и бобовых, составляющих 37.8% всей флоры. Если пренебречь различиями в размерах территорий и количестве составляющих флору видов, то можно привести для сравнения данные статистического анализа других флор. Специфика флоры орехового леса заключается прежде всего в преобладании злаков над сложноцветными. По повышенной роли розоцветных она сближается с бореальными флорами, но отличается от них меньшим количеством видов осоковых. По значению других семейств флора орехового леса близка к флорам стран Древнего Средиземья. Экологическая близость различных флор выявляется при сопоставлении состава биологических форм (табл. 2).

Как видно, основное отличие по составу жизненных форм ореховых лесов бассейна р. Чирчик от лесов умеренной зоны и Западного Закавказья заключается в их богатстве однолетними видами, что свойственно восточной части Древнего Средиземья и, следовательно, является одним из признаков аутохтонности флоры ореховой формации. В то же время ведущее

ТАБЛИЦА 1

Численность видов в 10 преобладающих семействах флоры орехового леса бассейна р. Чирчик и в других районах (в процентах от общего числа видов)

Семейство	Ореховые леса бассейна р. Чирчик, 232 вида	Чернолесье бассейна р. Варзоб (Камелин, 1971), 386 видов	Среднегорье бассейна р. Зеравшан (Закиров, 1956), 1311 видов	Черногория (Turrill, 1929, — цит. по: Толмачев, 1970), 2362 вида	Леса Талышского округа (Гроссгейм, 1926), 608 видов	Польша (Толмачев, 1970), 2250 видов	Литовская ССР (Толмачев, 1970), 1439 видов	Дубово-грабовые леса Ровенской обл. (Заверуха, 1965), 1080 видов
Gramineae	13.9	7.0	9.4	7.0	8.7	7.1	8.2	8.3
Compositae	10.0	7.7	14.5	12.8	9.3	11.8	10.4	13.5
Rosaceae	7.4	7.9	4.2	4.1	5.1	7.1	5.6	6.2
Leguminosae . . .	6.9	5.6	10.0	8.6	9.3	4.3	4.2	4.8
Umbelliferae . . .	4.8	4.1	4.2	5.3	2.9	—	3.7	3.8
Cruciferae	4.3	6.3	4.9	5.1	4.9	4.2	5.1	4.3
Labiatae	4.3	3.3	4.8	4.7	4.1	3.4	3.8	5.3
Liliaceae	4.3	3.3	4.1	—	—	—	—	—
Caryophyllaceae	3.9	1.8	3.9	5.1	4.1	4.4	4.4	3.9
Boraginaceae . . .	3.0	—	3.1	—	2.6	—	—	—
Scrophulariaceae	—	—	—	4.9	4.6	4.4	4.5	—
Ranunculaceae . .	—	3.1	—	3.2	—	3.3	—	3.0
Cyperaceae	—	—	—	—	—	5.5	9.4	4.2
Всего . . .	62.8	50.1	63.1	60.8	55.6	55.5	59.3	56.0

ТАБЛИЦА 2

Состав биологических форм (по Раункиеру) **в древесных формациях различных географических районов**

Растительность и район распространения	В процентах от общего количества видов					Автор
	фанерофиты	хамефиты	гемикриптофиты	криптофиты	терофиты	
Ореховые леса бассейна р. Чирчик	12.2	0.4	53.6	11.7	22.1	Наши данные
Буково-пихтовый лес в Польше	12.0	5.0	53.0	24.0	5.0	В. Шафер, 1956
Буковый лес в Абхазии	17.0	6.0	32.0	42.0	11.0	В. А. Поварницын (цит. по: Шафер, 1956)
Дубовый лес в Ленинградской области	26.0	4.0	56.0	13.0	1.0	М. В. Сенянинова-Корчагина, 1949

значение по обилию принадлежит гемикриптофитам, характерным для умеренных климатических зон с развитым снежным покровом.

Таким образом, в биологии, экологии и физиологии эдификаторов сообществ орехового леса и в их флористических особенностях наблюдается известная двойственность: признаки, свойственные среднеазиатской флоре, и признаки лесостепной растительности умеренной зоны. Объяснить эту двойственность можно с помощью географического анализа флоры, проливающего свет на ее происхождение.[1]

[1] Анализ проведен по данным ряда «Флор» (СССР, Узбекистана, Казахстана, Киргизии, Кавказа, «Symbolae Afghanice», «Flora of Afghanistan», «Flora Iranica», «The Flora of Eastern Himalaya», «Illustrierte Flora von Mittel-Europa», «Flora of British India», «North American Flora», «Plants of West Pakistan and Afghanistan»).

Среднеазиатских эндемов во флоре орехового леса 28.1% от общего количества видов, из них 6.1% эндемов Западного Тянь-Шаня. Видов, общих с флорой Кавказа — 50%, с флорой Ирана и Афганистана — 48%, с Евразиатской областью Древнего Средиземья — 40% (с западной ее частью, примыкающей с севера к Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области, согласно ботанико-географическому районированию Древнего Средиземья Е. М. Лавренко, 1962).

Значительная роль — 26% принадлежит бореальным видам, в основном распространенным в Европейской широколиственной области Палеарктики (Лавренко, 1950). Около 20% видов являются общими с Индо-Гималайским флористическим районом, менее 15% видов заходят в Монголию и менее 10% — в Тибет (районы по «Флоре СССР», т. 1).

Географические связи с другими районами Голарктики незначительны.

Интересно, что за пределы Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области не выходит 35.8% видов, ареалы в пределах Древнего Средиземья имеют 65.9% видов, а видов с бореальными связями больше, чем с Центральноазиатской флористической подобластью Сахаро-Гобийской пустынной области.

Проведенный анализ показывает, что флора ореховых лесов, являясь по основному составу видов древневосточносредиземноморской, имеет определенное родство с широколиственными лесами умеренной зоны Голарктики. Ее корни, судя по палеоботаническим данным, уходят в плиоцен, когда *Juglans regia* имел значительно более широкий ареал, входя в состав смешанных хвойно-широколиственных лесов, видимо, занимавших средний горный пояс, а по долинам замещался более мезофильным *J. acuminata*. Очень ограниченное количество ископаемых находок *J. regia* также может быть объяснено его обитанием в условиях континентального климата.

В результате наступивших в конце неогена резких климатических изменений дальнейшее развитие этой относительно однородной на большом протяжении лесной флоры в каждой из географических областей пошло самостоятельным путем. На территории Средней Азии древесная растительность осталась лишь в горах и по долинам рек, соответственно изменяясь вначале под влиянием плейстоценовых похолоданий, а затем общей аридизации климата. Из древесных видов плиоценового времени сохранились в основном те, которые возникли в горах восточной части Древнего Средиземья и потому обладают некоторой приспособленностью к перенесению засушливого периода.

В исследованном районе такими видами являются *Juglans regia*, *Acer semenovii*, *Fraxinus potamophila*. Значительно больше плиоценовых реликтов среди травянистых лесных растений с широким географическим ареалом: *Brachypodium silvaticum*, *Bromus inermis*, *Festuca gigantea*, *Asperula aparine*, *Alliaria officinalis*, *Poa nemoralis*, *P. angustifolia*, *Milium effusum*, *Physalis alkekengi*, *Thalictrum minus*. Несмотря на резкие климатические изменения, эти виды сохранились в лесах бореальной области, так как снежный покров оберегает их от низких зимних температур. Сохранились они и в южной части своего древнего ареала, т. е. на территории Древнего Средиземья, в горных лесах, где древесный полог создает защиту от высоких температур и сухости воздуха в летний период. По данным наших исследований, среда под пологом орехового леса имеет много общего с экологическим режимом под пологом широколиственных лесов умеренной зоны (Верник, 1969). В ореховых лесах, так же как в лесах бореальной зоны, эти виды часто являются доминантами или субдоминантами травостоя.

Плейстоцен в области Восточного Средиземья, очевидно, характеризовался особенно активным формообразовательным процессом. Под влиянием изменившихся условий среды из третичных предков формировались местные виды: *Prunus sogdiana*, *Crataegus turkestanica*, *Malus sieversii*, *Cerasus mahaleb*, *Sorbus persica*, *Cotoneaster pseudomultiflora*, *Evonymus koopmanii*, виды барбарисов, жимолости, розы и т. д. Этот процесс затронул

и травянистые виды: *Aegopodium tadshikorum*, *Origanum tyttanthum*, *Impatiens parviflora*, а также (как мы полагаем) большинство геофитов, которые являются потомками геофитов, обитавших в третичных широколиственных лесах (Горышина, 1969). Многие из них приобрели большое фитоценотическое значение в сообществах орехового леса, став доминантами травяного яруса или имея высокую константность.

Третий элемент, очевидно, постплейстоценовый. Это виды одно-, двулетники эфемерового цикла развития, в большинстве своем имеющие древнесредиземноморский характер ареала. Они генетически не связаны с лесной флорой и проникли сюда в результате вторжения из других, не лесных сообществ.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить признательность академику К. З. Закирову за ценные советы.

Выводы

1. Формирование вида *Juglans regia* произошло в миоцен—плиоцене в горных условиях северо-восточной части Древнего Средиземья. Область его возникновения, а затем и расселения характеризовалась теплым, но континентальным климатом, с чередованием в течение вегетации влажного и сухого периодов.

2. Биологические особенности грецкого ореха позволили ему пережить плейстоценовые похолодания и сохраниться в южной части умеренной зоны, в частности, в горах Средней Азии, в условиях достаточного почвенного увлажнения.

3. Способность к большой интенсивности транспирации помогает грецкому ореху сохранять нормальную жизнедеятельность при высоких температурах и низкой влажности воздуха.

Приспособление к ограниченной влажности почв выразилось в простой структуре сообществ орехового леса (плотность деревьев первого яруса до 200 стволов на га, слабо выражены второй ярус и подлесок, сравнительно небольшая фитомасса).

4. В вегетационный период под пологом орехового леса создается среда, до некоторой степени сходная со средой под пологом широколиственных лесов умеренной зоны. Благодаря этому здесь сохраняются и часто являются доминантами травянистых синузий реликты третичных широколиственных лесов, сохранившиеся и в лесах умеренной зоны.

5. В сообществах орехового леса доминирующее положение занимают в разной степени ксерофилизированные мезофиты. У спутников грецкого ореха — алычи согдийской, боярышника туркестанского и яблони Сиверса — ксерофилизация выражается в способности переносить сильное обезвоживание тканей (до 45—50% воды от сырого веса) и значительно повышать сосущую силу.

6. Флора ореховых лесов является аутохтонной, возникшей на базе горных третичных лесов Древнего Средиземья. Она слагается из трех различных в генетическом отношении и по возрасту элементов: 1) третичных реликтов с широким палеарктическим ареалом или с ареалом в области Древнего Средиземья; 2) видов, сформировавшихся на территории восточной части Древнего Средиземья или Средней Азии из представителей широколиственной третичной флоры; 3) видов, не связанных происхождением с лесной растительностью, проникших в лесные сообщества в современную геологическую эпоху из других растительных формаций. Фитоценотическая роль последнего флористического элемента незначительна.

7. Наблюдающаяся экологическая и флористическая общность ореховых лесов с широколиственными лесами умеренной зоны объясняется тем, что те и другие являются потомками третичных широколиственных лесов. Однако с четвертичного периода каждый из них имел самостоятельный путь развития.

ЛИТЕРАТУРА

Антонюк Н. М. (1969). Морфогенез вегетативных и генеративных органов позднеплодных и скороплодных форм грецкого ореха. Автореф. канд. дисс. — Арнольди К. В. (1949). Об энтомофауне и экологических группировках насекомых района плодовых лесов Южной Киргизии. В кн.: Плодовые леса Южной Киргизии и их использование. — Болотникова М. Д. (1969). Пыльца *Juglandaceae* из палеоген-неогеновых отложений западного побережья Японского моря. В сб.: Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока. — Васильев В. Н. (1958). Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. Матер. по истории флоры и растит. СССР, III. — Васильев И. В. (1969). О флоре и растительности Западной Сибири и Казахстана в палеогене. Биостратиграфич. сборн., 4. — Верник Р. С. (1969). Экология ореховых лесов Ташкентской области. В кн.: Биология и экология растений аридной зоны. — Верник Р. С. (1970). Расход воды на транспирацию ореховым лесом в верховьях р. Чирчик. Лесоведение, 5. — Войцель З. А. (1961). *Juglandaceae*. В кн.: Пыльца и споры Западной Сибири. Юра—палеоцен. Тр. Всес. нефт. н.-и. геолого-развед. инст., 177. — Выходцев И. В. (1958). Из истории формирования орехоплодовых лесов Тянь-Шане-Алайского горного сооружения. В кн.: Материалы совещания по проблеме: восстановление и развитие орехоплодовых лесов Южной Киргизии. — Выходцев И. В. (1967). Опыт классификации растительности Тянь-Шане-Алайского горного сооружения. В кн.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. — Горбунов М. Г. (1951). О возрасте третичной флоры у с. Киреевского на Оби. ДАН СССР, 77, 1. — Горышина Т. К. (1955). Эколого-фитоценотическое изучение древесных пород, акклиматизируемых в лесостепной зоне. Автореф. канд. дисс. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Григорьев Ю. С. (1968). О некоторых общих закономерностях ксерофилизации высших растений. Проблемы освоения пустынь, 5. — Гроссгейм А. А. (1926). Флора Талыша. — Дорофеев П. И. (1969). Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. — Жилин С. Г. (1968). Олигоценовая флора Устюрта. Автореф. канд. дисс. — Заверуха Б. В. (1965). Флора и растительность Кременецких гор. Автореф. дисс. — Закиров К. З. (1955). Флора и растительность бассейна реки Зеравшан. — Закиров К. З. (1958). Материалы к флоре р. Зеравшан. Тр. УзГУ, нов., сер., 89. — Згуровская Л. Н. (1958). Анатомо-физиологическое исследование всасывающих, ростовых и проводящих корней древесных пород. Физиология древесных растений. Тр. Инст. леса АН СССР, 41. — Зонн С. В. (1959). Почвенная влага и лесные насаждения. — Ильинская И. А. (1953). Морфология рода *Pterocarya* Kunth. Тр. БИН АН СССР, сер. I. Флора и систематика высших растений, 10. — Калмыков С. С. (1948). Дикорастущие плодовые культуры Южного Казахстана. Сад и огород, 8. — Камелин Р. В. (1971). Видовой состав растительного покрова ущелья р. Варзоб, 1. Высшие растения. В кн.: Флора и растительность ущелья р. Варзоб. — Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора. — Коржинский С. И. (1899). Растительность. Энциклопед. словарь, т. 27а, Россия. Изд. дело бывш. Брокгауз-Эфрон. — Корнилова В. С. (1966). Региональные особенности миоценовых флор Северного Тянь-Шаня и их место среди синхронных флор Евразии. В сб.: Стратиграфия кайнозоя и некоторые вопросы новейшей тектоники Северной Киргизии. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Коровин Е. П. и М. Т. Туйчиев. (1948). О весеннем возобновлении и вторичном цветении грецкого ореха в Средней Азии. Бот. ж., 33, 3. — Крамер П. и Т. Козловский. (1963). Физиология древесных растений. — Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Записки Известия РГО, 19. — Криштофович А. Н. (1934). Третичная флора залива Корфа на Камчатке. Тр. Дальневост. геолого-развед. треста, 62. — Криштофович А. Н. (1962). Избранные труды, 1—2. — Культиасов М. В. (1952). Развитие горной древесной флоры Средней Азии в четвертичное время. В кн.: Материалы по четвертичному периоду СССР, 3. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: Растительность СССР, 1. — Лавренко Е. М. (1950). Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. Пробл. бот., 1. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. — Лавренко Е. М. и С. Я. Соколов. (1949). Растительность плодовых лесов и прилегающих районов Южной Киргизии. В кн.: Плодовые леса Южной Киргизии и их использование. Тр. Южно-Киргизск. экспед. — Молчанов А. А. (1966). Лес и климат. — Никитин В. А. (1948). Плиоценовые флоры с реки Оби в районе Томска. ДАН СССР, 61, 6, Палеонтология. — Овчинников П. Н. (1971). Ущелье р. Варзоб как один из участков ботанико-географической области Древнего Средиземья. В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. — Палибин И. В. (1937). Ископаемая флора Годерзского перевала. Флора и систематика высших растений, 4. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Отд. оттиск из Бюллетеня Ср.-аз. гос. унив., 15. — Попов М. Г. (1938). Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. В кн.: Проблема реликтов во флоре СССР, 1. — Попов М. Г. (1950). О применении ботанико-географического метода в систематике растений. Проблемы ботаники, 1. — Самсонов С. К. (1966). Новые данные по верхнемеловой флоре северо-востока Средней Азии. — Сенянинова-

Корчагина М. В. (1949). К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, 10. — Сикстель Т. А. и Р. Худайбердыев. (1968). О флорах прошлого в Средней Азии. В кн.: Палеоботаника Узбекистана, 1. — Силина А. А. (1958). Влияние транспирации одних древесных пород на транспирацию других при совместном их произрастании в лесостепи. Тр. Инст. леса АН СССР, 41. — Смольянинова Л. А. (1936). Орех. Культурная флора СССР, 17 (орехоплодные). — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15. — Флора СССР. (1934), I. — Хлебникова Н. А. (1958). Водный режим деревьев на лесных опушках и внутри насаждений. Тр. Инст. леса АН СССР, 41. — Цельникер Ю. Л. (1958). О показателях водного режима листьев древесных пород степной зоны. Тр. Инст. леса АН СССР, 41. — Чернова Г. М. (1969). Изменение водного режима фисташки (*Pistacia vera*) при прореживании насаждений. Изв. отд. биол. наук АН ТаджССР, 37, 4. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. — Щепотьев Ф. Л. (1955). О вторичном росте и вторичном цветении грецкого ореха. Бот. ж., 40, 1. — Engler A. u. K. Prantl. (1894). Die natürlichen Pflanzenfamilien, I, Teil III, 1, *Juglandaceae*.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
г. Ташкент.

(Получено 29 XII 1970).

SUMMARY

Juglans regia L., the edificator of nut-forests of Middle Asia has formed in miocene-pliocene in mountain conditions of the North-East part of Ancient Mediterranean. The biological peculiarities of the walnut possibilitated its surviving pleistocene colds; having become the edificator it formed in the mountains of Middle Asia a specific formation.

The nut-forest flora in general is autochthonous, having arisen on the basis of tertiary mountain forests. It is mainly composed of three elements, different in genetics and age: tertiary forest relicts; species formed on the territory of the Middle Asia from representatives of tertiary forest flora and species, having penetrated into the forest communities during the modern epoch from other plant formations.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 51 : 005 : 581.143 : 581.45

Б. Р. Васильев, Н. А. Звонцова, И. П. Савинов и В. М. Шмидт

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОСТА ЛИСТЬЕВ

B. R. VASILIEV, N. A. ZVONTSOVA, I. P. SAVINOV AND V. M. SHMIDT. MATHEMATICAL ANALYSIS OF THE GROWTH OF THE LEAVES

Рост листьев и других органов растений нередко хорошо описывается математически посредством логистической функции. Авторами разработана методика, позволяющая производить детальный анализ ростовых процессов, подчиняющихся этой закономерности. Произведен теоретический анализ логистической функции, определены критические точки, характеризующие переломные моменты в жизни листа. Весь период роста органа разбит на 3 основные фазы, отличающиеся по соотношению скорости и ускорения роста. Приведены достаточно простые точные формулы для расчета всех параметров логистической кривой роста. Рассмотрен также приближенный графический способ нахождения этих величин.

Рост растительного организма представляет собой чрезвычайно сложное явление, слагающееся из множества одновременно протекающих на разных структурных уровнях процессов. Эти процессы, с одной стороны, обусловлены внутренними факторами, а с другой — подвержены влиянию условий внешней среды. Поэтому теорию роста следует разрабатывать, исключая колебания последних (в константных условиях внешней среды).

Трудно учитываемое количество внутренних факторов, влияющих на рост, приводит в конечном счете по стохастическим законам к упорядочению этого процесса по скорости, направлению и времени. Последнее и позволяет производить математический анализ кривых роста, которые, как давно известно, имеют S-образный (сигмоидный) характер.

Робертсон (Robertson, 1908, 1915, 1923 и др.) и его последователи (Crozier, 1926; Reed, 1927; Reed a. Pearl, 1927; Titus, 1930; Medawar, 1945) сравнивали процесс роста с автокаталитической реакцией, подчиняющейся формуле:

$$\lg \frac{x}{A-x} = K(t-t_1), \qquad (1)$$

где: A — конечное значение размера; x — значение размера через время t; t_1 — время достижения половины конечного размера; K — константа.

Указанные авторы применили данную функцию для изучения динамики роста населения городов, нарастания массы сухого вещества и роста органов у растений. Были исследованы и некоторые особенности этой функции (Robertson, 1915; Reed a. Pearl, 1927; Titus, 1930; Medawar, 1945).

Существует ряд способов записи формулы (1) в экспоненциальной форме, например (Reed a. Pearl, 1927):

$$y=\frac{K}{1+e^{a+bx}}, \tag{2}$$

где: K — окончательный размер органа; a и b — константы.

Нетрудно заметить, что формула (2) соответствует функции логистической кривой (Плохинский, 1970 : 268):

$$y=\frac{A}{1+10^{a+bx}}+c, \tag{3}$$

где: A — расстояние между нижней и верхней асимптотами; x — время, прошедшее с начала роста, a и b — константы, определяющие наклон, изгиб и точку перегиба кривой; c — исходный размер органа, в нашем случае он равен 0.

При изучении роста листьев *Nicotiana rustica* L., выращиваемой на гидропонике, был получен достаточно обширный материал, свидетельствующий о хорошем совпадении эмпирических кривых роста с теоретической кривой, описываемой уравнением (3). В подтверждение сказанного приведем один пример (см. таблицу).

Рост 8-го листа *Nicotiana rustica* L.

Даты	x	$y_э$	$\lg\left(\frac{A}{y}-1\right)=z$		$y_т$	y'	y''
4 VI	0	0	—	—	7.6	2.090	0.558
6 VI	2	6	1.638	1.638	13.1	3.525	0.900
10 VI	6	32	0.866	0.866	36.7	8.953	1.835
12 VI	8	50	0.638	0.638	58.6	12.952	2.060
13 VI	9	70	0.449	0.449	72.6	14.957	1.930
14 VI	10	85	0.330	0.330	88.5	16.755	1.603
15 VI	11	105	0.188	0.188	105.9	18.072	1.053
16 VI	12	132	0.009	0.009	124.4	18.835	0.320
19 VI	15	185	$\bar{1}.646$	0.354	179.2	16.678	—1.615
21 VI	17	216	$\bar{1}.373$	—0.627	208.8	12.881	—2.056
23 VI	19	237	$\bar{1}.104$	—0.896	230.6	8.893	—1.831
24 VI	20	242	$\bar{1}.013$	—0.987	238.6	7.184	—1.600
26 VI	22	255	$\bar{2}.672$	—1.328	250.0	4.506	—1.113
1 VII	27	259	$\bar{2}.491$	—1.509	262.8	1.391	—0.379
4 VII	30	263	$\bar{2}.176$	—1.824	265.1	0.533	—0.149
19 VII	45	267	—	—	266.9	0.030	—0.008
29 VII	55	267	—	—	—	—	—
		A=267					

Примечание. x — абсолютный возраст листа в сутках; $y_э$ — длина листа в мм; $y_т$ — теоретическая длина листа в мм; y' — скорость роста листа в мм за сутки; y'' — ускорение роста в мм за сутки; A — окончательный размер листа в мм (верхняя асимптота). При определении абсолютного возраста листа за нуль принята приблизительная дата его заложения на конусе нарастания.

Путем логарифмирования приводим выражение (3) к линейному виду

$$\lg\left(\frac{A}{y}-1\right)=a+bx \tag{4}$$

и по эмпирическим данным методом наименьших квадратов (см. Плохинский, 1970 : 269—272; фрагменты расчетов даны у нас в таблице) рассчитываем значения коэффициентов a и b, получая уравнение:

$$y=\frac{267}{1+10^{1.5340-0.1229x}}. \tag{5}$$

Последовательно подставляя в уравнение (4) величины x, рассчитываем теоретические значения длины листа $y_т$ (см. таблицу), по которым и строим теоретическую кривую (рис. 1). Проверка достоверности совпадения эмпирических данных с этой кривой может быть выполнена с помощью

критерия χ^2 (Плохинский, 1970 : 294). В нашем примере $\chi^2=8.44$, что далеко не достигает табличного значения $\chi^2_{01}=27.69$ при числе степеней свободы $d.\ f.=13$. Это означает, что рост листа в рассматриваемом примере (за исключением самых начальных и конечных стадий, требующих специального изучения) прекрасно описывается логистической функцией.

Сказанное выше позволяет произвести анализ уравнения (3) в общей форме, что, как нам кажется, представляет значительный теоретический интерес.

Логистическая кривая (Плохинский, 1970 : 270) имеет точку перегиба (рис. 1, точка T_2), характеризующую момент перехода возрастающей

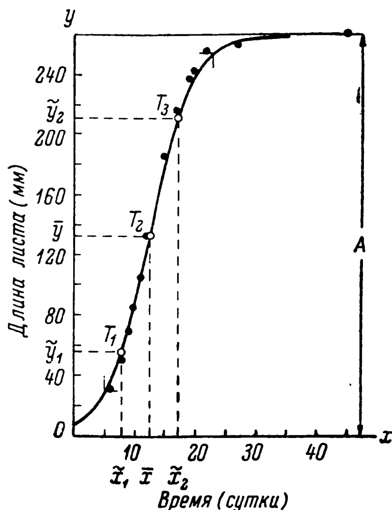


Рис. 1. Рост 8-го листа *Nicotiana rustica* L.

T_1, T_2, T_3 — первая, вторая и третья критические точки; $\tilde{x}_1$, $\bar{x}$, $\tilde{x}_2$ — первый, второй и третий критические возрасты листа; $\tilde{y}_1$, $\bar{y}$, $\tilde{y}_2$ — первый, второй и третий критические размеры листа; ⌐⌐ — границы интервала, в котором эмпирические данные подчиняются логистической функции

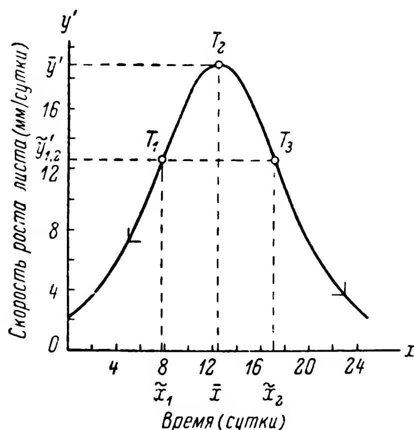


Рис. 2. Скорость роста 8-го листа *Nicotiana rustica* L.

Обозначения те же, что и на рис. 1

скорости роста в убывающую. Эта точка определяется координатами:

$$\bar{x}=\frac{|a|}{|b|} \text{ и } \bar{y}=\frac{A}{2}. \qquad (6, 7)$$

Анализ формул (3 и 6) позволяет уточнить знаки коэффициентов a и b в случае исследования роста органов, начинающегося при $x=0$ и $y=0$. Используя предельное поведение функций (3) при $x \to \pm\infty$ и принимая во внимание расположение кривой в полуплоскости $x \geqslant 0$, получаем условия $a > 0$ и $b < 0$, после чего формула (6) приобретает вид

$$\bar{x}=-\frac{a}{b}=\frac{a}{|b|}. \qquad (8)$$

Первая производная (y') от y характеризует скорость роста (т. е. суточный прирост) листа. Значение первой производной в любой точке логистической кривой:

$$y'=\frac{-A\cdot b\cdot 10^{a+bx}}{(1+10^{a+bx})^2}\cdot \ln 10. \qquad (9)$$

Выражая x через y, подставляя значение $\ln 10=2.3026$, и заменяя константы здесь и далее приближенными величинами с точностью до 0.0001, путем некоторых преобразований приходим к значительно более удобной для дальнейших вычислений и анализа формуле:

$$y'=2.3026\cdot |b|\cdot y\cdot\left(1-\frac{y}{A}\right). \qquad (10)$$

Подставляя в формулу (10) известные ранее значения $y_т$ (см. таблицу), находим величины y' и строим график первой производной, т. е. кривую скорости роста (рис. 2).

Из этого рисунка видно, что внешне данная кривая напоминает кривую плотности нормального распределения. На это сходство ранее указывали некоторые авторы (см. Синнот, 1963). Однако формула (9) отнюдь не идентична функции нормального распределения.

Известно, что одним из критериев нормального распределения служат нулевые значения меры асимметрии (A) и эксцесса (E) кривой. Рассчитанные для функции первой производной (9) соответствующие величины ($A = 0.195 \pm 0.562$ и $E = -0.717 \pm 1.069$) показывают, что гипотеза о нормальном характере функции y' не может быть отвергнута в силу больших значений ошибок этих статистик, что вызвано недостаточным числом наблюдений ($n = 16$).

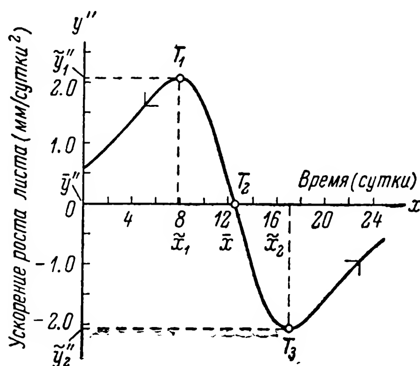


Рис. 3. Ускорение роста 8-го листа *Nicotiana rustica* L.

Обозначения те же, что и на рис. 1

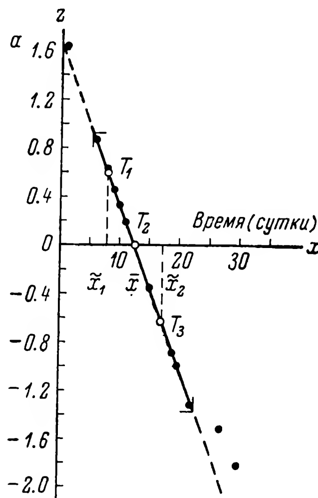


Рис. 4. Зависимость роста 8-го листа *Nicotiana rustica* L. от времени, выражаемая функцией $z = \lg\left(\frac{A}{y} - 1\right)$

Обозначения те же, что и на рис. 1

Исследуем первую производную y' от логической функции. Максимум функции y' соответствует точке перегиба (T_2) функции y (рис. 1 и 2), координаты которой заданы формулами (7) и (8). Подставляя величину (7) в выражение (10) после упрощений, получаем значение функции y' в точке перегиба

$$\bar{y}' = 0.5756 \quad A \quad |b|, \tag{11}$$

которое характеризует максимальную скорость роста органа. Функция первой производной имеет 2 точки перегиба (рис. 2, точки T_1 и T_3). Вычислим координаты этих точек. Для этого находим вторую производную (y'') от логистической функции y, которая характеризует ускорение роста (т. е. изменение скорости роста) органа:

$$y'' = (y')' = 2\ 3026 \quad |b| \cdot y' \cdot \left(1 - \frac{2y}{A}\right). \tag{12}$$

Подставляя в формулу (12) соответствующие значения b, A, y и y', получаем искомые величины y'' (см. таблицу) и строим график второй производной (рис. 3). Из этого рисунка, а также из формулы (12) следует, что ускорение непрерывно изменяется на всех фазах роста и не может быть постоянным. По-видимому, Синнот (1963 : 28) неправ, утверждая, что ускорение постоянно, хотя бы в первом периоде роста.

В точке $\bar{x}$, соответствующей точке перегиба функции y, вторая производная равна нулю. Она достигает максимума и минимума в точках $\tilde{x}_1$ и $\tilde{x}_2$, т. е. в точках перегиба функции y'. Для вычисления значений $\tilde{x}_1$ и $\tilde{x}_2$ необходимо найти ординаты $\tilde{y}_1$ и $\tilde{y}_2$ кривой роста (рис. 1), но для этого надо сначала получить третью производную (y''') от функции y (т. е. вторую производную от y' или первую производную от y''). После некоторых вычислений, которые мы здесь не приводим, получаем:

$$y''' = (y'')' = \frac{31.8118 \cdot b^2 \cdot y'}{A^2}\left(y^2 - Ay + \frac{A^2}{6}\right). \tag{13}$$

Третья производная (y''') в искомых точках перегиба (T_1 и T_3) функции y обращается, как известно, в нуль, но если $y''' = 0$, то $y^2 - Ay + \frac{A^2}{6}$ тоже должно равняться нулю (ибо множитель перед скобкой в формуле (13) всегда больше нуля из-за того, что $y' > 0$). Итак, имеем уравнение

$$y^2 - Ay + \frac{A^2}{6} = 0. \tag{14}$$

Находим его корни, соответствующие значению ординат $\tilde{y}_1$ и $\tilde{y}_2$:

$$\tilde{y}_{1.2} = \frac{A}{2}\left(1 \pm \sqrt{\frac{1}{3}}\right),$$

откуда

$$\tilde{y}_1 = 0.2113A; \qquad \tilde{y}_2 = 0.7887A. \tag{15, 16}$$

Искомые значения $\tilde{x}_1$ и $\tilde{x}_2$ находятся тогда из соотношений:

$$\tilde{y}_1 = 0.2113A = \frac{A}{1 + 10^{a+b\tilde{x}_1}}, \tag{17}$$

$$\tilde{y}_2 = 0.7887A = \frac{A}{1 + 10^{a+b\tilde{x}_2}}. \tag{18}$$

После соответствующих преобразований получаем:

$$\tilde{x}_1 = \bar{x} - \frac{0.5719}{|b|}, \tag{19}$$

$$\tilde{x}_2 = \bar{x} + \frac{0.5719}{|b|}. \tag{20}$$

Для нахождения величины первой производной в точках перегиба (рис. 2, точки T_1 и T_3) функции y' (т. е. для нахождения величин скорости роста в этих точках) подставим полученные выше значения $\tilde{y}_1$ и $\tilde{y}_2$ (формулы 17 и 18) в формулу (10) первой производной и после некоторых подсчетов получим:

$$\tilde{y}'_1 = \tilde{y}'_2 = 0.3838A \cdot |b|. \tag{21}$$

Таким образом, $\tilde{y}_1 = \tilde{y}_2$, что лишний раз подтверждает симметричность кривой первой производной относительно прямой $y = \bar{x}$.

Аналогично находится величина $\tilde{y}''$ в точках перегиба функции первой производной (т. е. величина ускорения или замедления роста). Для этого в формулу (12) второй производной подставим полученные ранее значения $\tilde{y}'_1 = \tilde{y}'_2$, $\tilde{y}_1$ и $\tilde{y}_2$ и, после вычислений, получим:

$$\tilde{y}''_1 = 0.5102 \cdot Ab^2, \tag{22}$$

$$\tilde{y}''_2 = -0.5102 \cdot Ab^2. \tag{23}$$

Следовательно, в точках перегиба T_1 и T_3 (рис. 3) $\tilde{y}''_1$ и $\tilde{y}''_2$ имеют одинаковую абсолютную величину, отличаясь только знаком и характеризуя тем самым максимумы ускорения и замедления роста органа.

Из всего вышесказанного следует, что в тех случаях, когда рост листа действительно описывается логистической функцией, упомянутые выше точки T_1, T_2 и T_3 характеризуют некоторые переломные моменты в жизни этого органа, на которые следует обратить особое внимание при выяснении закономерностей ростовых процессов.

Точки T_1, T_2 и T_3 мы предлагаем называть критическими. В точке T_1 лист имеет **первый критический возраст** (возраст максимального ускорения роста). В этот момент лист имеет и первый критический размер, приблизительно равный, как следует из формулы (15), 21% от максимально достигаемой длины. В точке T_2 лист имеет **второй критический возраст** (возраст нулевого ускорения и максимальной скорости роста). В этой точке лист имеет второй критический размер, равный, как следует из формулы (7), ровно 50% максимального размера. Наконец, в точке T_3 лист достигает **третьего критического возраста** (возраста максимального торможения или максимального отрицательного ускорения роста). В этот момент лист имеет третий критический размер, составляющий (формула 18) приблизительно 79% от максимальной его длины. Изучение органов в момент достижения ими критических размеров в анатомическом, физиологическом и биохимическом аспектах представляет особый интерес при исследовании ростовых процессов и позволит глубже раскрыть их сущность.

Промежуток времени от момента заложения листа на конусе нарастания до достижения им максимального размера мы называем периодом роста. Период роста слагается из трех основных фаз: 1) **фаза увеличения скорости и ускорения роста** (от момента заложения листа, когда скорость роста, ускорение и размер листа равны нулю до достижения первой критической точки); 2) **фаза максимальной скорости роста и уменьшения ускорения** [от первой до третьей критической точки, причем в промежутке T_1—T_2 скорость возрастает до максимума, а ускорение падает до нуля, тогда как на участке T_2—T_3 скорость начинает уменьшаться, а ускорение приобретает отрицательный знак (т. е. начинается торможение роста) и падает до минимума]; 3) **фаза уменьшения скорости и увеличения ускорения** (от третьей критической точки до остановки роста листа, когда ускорение из области отрицательных значений возвращается к нулю).

Анализ полученных нами формул позволяет высказать ряд соображений о сущности и соотношениях некоторых параметров логистической функции.

Из формулы (8), например, следует, что при $a \to 0$ $\tilde{x} \to 0$, а при $a \to \infty$ $\tilde{x} \to \infty$, т. е. при изменении a точка $\tilde{x}$ скользит по горизонтальной оси. Поскольку коэффициент a не фигурирует в других формулах, он не влияет на характер кривой и определяет только абсциссу точки перегиба, а следовательно, расположение кривой по отношению к началу отсчета.

Из формул (15, 7, 16) видно, что 3 критических размера листа, выраженные через максимальную длину листа, представляют собою константы, с оговоренной точностью равные соответственно 0.2113, 0.5000 и 0.7887, не зависящие ни от вида растения, ни от условий внешней среды и справедливые, кроме того, для любого органа, рост которого описывается рассматриваемой функцией.

Из формул (19 и 20) можно вывести, что

$$\tilde{x}_2 - \tilde{x}_1 = \frac{1.1438}{|b|}, \qquad (24)$$

т. е. продолжительность второй фазы роста (на участке T_1—T_3, рис. 1) зависит только от величины b. Далее, произведение $|b| \cdot \tilde{x}_2 - \tilde{x}_1$ является независимой ни от чего константой и равняется 1.1438.

Если из формулы (11) найти величину b, то окажется, что размерность ее должна быть принята 1 : сутки. Поэтому коэффициент b можно назвать удельной скоростью роста или интенсивностью роста органа, опре-

деляющей максимальный прирост органа за сутки в процентах от его окончательного размера.

Таким образом, коэффициент b занимает особое положение при математическом анализе роста. Фактически с ним связаны скорость роста, ускорение, продолжительность роста и максимальный размер органа. Из той же формулы (11) путем подстановок и упрощений можно получить выражение

$$A = 1.5188 \cdot y' \cdot (\tilde{x}_2 - \tilde{x}_1),$$

которое означает, что максимальный размер органа зависит только от максимальной скорости роста и продолжительности второй фазы роста.

Определение приближенных значений всех перечисленных выше параметров логистической кривой может быть с достаточной точностью выполнено графическим путем. Для этого, используя значения z (см. таблицу), следует построить график прямой линии и экстраполировать ее до пересечения с осями координат (рис. 4). Точка пересечения прямой с осью ординат дает значение коэффициента a, а точка пересечения с осью абсцисс — значение $\bar{x}$. Определив эти величины по формуле (6), легко найти коэффициент b, а зная его и верхнюю асимптоту A — рассчитать по соответствующим формулам все остальные параметры.

Следует отметить, что совпадение эмпирических данных с теоретическими наблюдается в определенном интервале, центром которого является вторая критическая точка T_2. Из рис. 4 видно также, что критические точки T_1 и T_3 безусловно принадлежат к этому интервалу, т. е. что его границы значительно шире второй фазы роста $\tilde{x}_2 - \tilde{x}_1$. Однако начальные и конечные значения z уклоняются от прямой и, следовательно, не подчиняются логистической функции. Некоторые исследователи (см. Синнот, 1963) полагали, что «хвосты» эмпирической кривой роста следуют экспоненциальному закону. Во всяком случае уточнение границ интервала, в котором эмпирические данные достоверно подчиняются логистической функции, является делом будущего, так как требует накопления и обработки статистического материала. Вообще говоря, полное исследование процессов роста должно включить в себя изучение начального и конечного периодов его, а также границ применимости логистической функции. Однако уже сейчас можно утверждать, что, зная интервал достоверности логистической функции и конечное значение размера органа (A), достаточно произвести всего 2 измерения (получить 2 точки) в пределах этого интервала для того, чтобы рассчитать указанным выше способом (рис. 4) все параметры и построить кривую роста.

Уместно заметить, что любое явление, развивающееся по логистическому закону, должно иметь охарактеризованные нами 3 критические точки. Поэтому мы полагаем, что при изучении и сравнении характера ростовых процессов у растений, описываемых логистической функцией, необходимо использовать следующие параметры, вычисляемые предложенными способами (по формулам или графически): окончательный размер органа A; коэффициенты a и b; максимальную скорость роста $\bar{y}'$; максимальное ускорение (и торможение) роста $\tilde{y}''_{1,2}$; три критических возраста органа — $\tilde{x}_1$, $\bar{x}$ и $\tilde{x}_2$; три критических размера органа — $\tilde{y}_1$, $\bar{y}$ и $\tilde{y}_2$; продолжительность второй фазы роста — $\tilde{x}_2 - \tilde{x}_1$.

Для приведенного в начале статьи примера роста 8-го листа *Nicotiana rustica* эти параметры выглядят следующим образом: $A=267$ мм; $a=1.5340$; $b=-0.1229$; $\bar{y}'=0.5756 \cdot A \cdot |b| = 18.9$ мм/сутки; $\tilde{y}''_{1,2} = \pm 0.5102 \times \times A \cdot b^2 = \pm 2.1$ мм/сутки;

$\bar{x} = \frac{a}{|b|} = 12.5$ суток; $\tilde{x}_1 = \bar{x} - \frac{0.5719}{|b|} = 7.8$ суток; $\tilde{x}_2 = \bar{x} + \frac{0.5719}{|b|} = 17.1$ суток; $\tilde{x}_2 - \tilde{x}_1 = \frac{1.1438}{|b|} = 9.3$ суток; $\tilde{y}_1 = 0.2113A = 56.4$ мм; $\bar{y} = \frac{A}{2} = 133.5$ мм; $\tilde{y}_2 = 0.7887A = 210.6$ мм.

Для сравнения приведем полученные графическим способом значения: $a=1.5750$, $b=-0.1260$ и $\bar{x}=12.5$ суток.

В дальнейшем предполагается, используя предложенную методику, исследовать рост листьев, занимающих различное положение в системе побега, изучить особенности роста листьев у растений, принадлежащих к разным систематическим группам и экологическим типам, а также охарактеризовать влияние внешних условий (в частности, условий питания) на кривые роста листьев. Намечено также изучить анатомическое строение, физиологические и биохимические особенности листа в момент прохождения им критических точек.

ЛИТЕРАТУРА

Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Crozier W. J. (1926). On curves of growth, expecially in relation to temperature. J. Gen. Physiol., 10, 1 : 53—73. — Medawar P. B. (1945). Size, chape, and age. In: Essays on growth and form : 157—187. — Reed H. S. (1927). Growth and differentiation in plants. Quart. Rev. Biol., 2 : 79—101. — Reed L. J. a. R. Pearl. (1927). On the summation of logistic curves. J. Roy. Stat. Soc., 90 : 729—746. — Robertson T. B. (1908). On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. Arch. Entw. Mech. Org. Berlin, 25, 4 : 581—614. — Robertson T. B. (1915). Tables for the computation of curves of autocatalysis with expecial reference to curves of growth. Univ. Calif. publ. physiol., 4, 21 : 211—228. — Robertson T. B. (1923). The chemical basis of growth and senescence. — Titus H. W. (1930). The symmetry of the autocatalytic curve. J. Washington Acad. Sci., 20 : 357.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 24 I 1973)

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4+581.8]581.48 : 582.94 (—18) (47+57)

А. А. Коробков

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЯНОК ПОЛЫНЕЙ (*ARTEMISIA* SPP.) СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

A. A. KOROBKOV. THE MORPHO-ANATOMICAL PECULIARITIES OF ACHENES OF *ARTEMISIA* SPP. IN THE NORTH-EAST OF THE U. S. S. R.

В результате морфологического и анатомического изучения покровов семянок 11 видов рода *Artemisia* L., распространенных преимущественно на территории Северо-Востока СССР, и 6 видов с соседних территорий, получены дополнительные сведения о родственных связях некоторых групп видов и выявлены новые диагностические признаки для ряда таксонов. Установлено, что ребристость и продольная штриховатость поверхности семянок образованы разными анатомическими элементами плодовой оболочки. Выявлена зависимость между условиями местообитаний, а также особенностями географического распространения видов полыней и характером прорастания их семянок (наличие или отсутствие ослизнения). Дан ключ для определения видов полыней по морфологическим признакам плодов.

Большое значение морфологических признаков семянок для изучения систематики и филогенетических связей некоторых групп видов *Artemisia* неоднократно привлекало внимание монографов этого рода и систематиков-флористов. Различные исследователи использовали с этой целью такие признаки, как наличие продольной ребристости семянок и выступающей окраины их верхушки, образующей в некоторых случаях зачаток коронковидного паппуса (Крашенинников, 1943, 1958), а также степень выполненности семенем плодовой оболочки (Hultén, 1954; Поляков, 1961). Занимаясь сравнительным изучением видов полыней Северо-Востока СССР и родственных видов соседних территорий, мы пришли к необходимости детально изучить на массовом материале морфологические особенности семянок, а также анатомическое строение плодовой и семенной оболочек. Мы поставили задачу использовать наиболее устойчивые из этих признаков для разграничения видов, выяснения их филогенетических связей, а также попытались установить, существует ли корреляция между особенностями семянок и экологией того или иного вида.

Материалом для настоящего исследования послужили семянки, выделенные из гербарных образцов, собранных автором и другими участниками чукотского отряда Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР (БИН) в различных пунктах Северо-Восточной Азии, и небольшая часть семянок от растений, хранящихся в основной коллекции Гербария БИНа.

По 30 семянок из каждого карпологического образца [1] наклеивались на специальные планшеты, изготовленные в виде коллекционных рамок

[1] Карпологические образцы представляют собой бумажные пакетики с плодами с порядковым номером, соответствующим номеру гербарного листа, с которого выделены семянки. К настоящему времени коллекция включает 520 образцов, хранящихся в лаборатории Крайнего Севера БИНа.

(Кожанчиков, 1969), которые использовались для морфологического изучения семянок. При этом особое внимание обращалось на очертание семянок в двух плоскостях (с брюшной и боковой сторон) и на скульптуру поверхности (наличие выростов, ребер, складок). При описании верхушки отмечалось ее очертание, а также наличие или отсутствие валика вокруг места прикрепления венчика. Последний признак тесно связан с характером выполненности семенем плодовой оболочки; как правило, у семянок с семенем, не полностью выполняющим полость внутри плодовой оболочки, место прикрепления венчика окружено валиком, образованным складкой плодовой оболочки.

Анатомия оболочек исследовалась на поперечных срезах. Сухие семянки предварительно размачивались в смеси спирта, воды и глицерина (1 : 1 : 1), а затем делались срезы от руки бритвой. Срезы окрашивались пикрининдигокармин-фуксином (по Аксенову, 1967) и заключались в глицерин-желатину. Эта методика давала хорошие результаты при исследовании семянок, не имеющих ослизняющихся клеток в плодовой оболочке. Когда семянки имели ослизняющиеся клетки, которые разрываются при наличии воды в реактивах, их приходилось резать, не размачивая, а срезы помещать в глицерин для немедленного микроскопирования. Покров зрелой семянки полыней состоит из перикарпия и спермодермы, которые представляют собой соответственно стенку завязи и интегумент семяпочки, претерпевшие значительные изменения в ходе созревания зародыша (Конычева и Бутник, 1968). Мы различаем в покрове зрелой семянки следующие структурные элементы: 1) плодовая оболочка (остаток стенки завязи); она образована одним эпидермальным слоем клеток, либо еще дополнительным рядом субэпидермальных клеток, а также проводящими пучками, тяжами механической ткани и смоляными каналами; 2) семенная оболочка (остаток интегумента семяпочки), состоящая из наружного слоя клеток с утолщенными стенками и слоя смятых и облитерированных клеток; 3) остаток эндосперма, который состоит из слоя клеток, напоминающих по своему виду и расположению эпидермальную ткань.[1]

Наряду с изучением анатомо-морфологических особенностей зрелых семянок полыней исследовалось их поведение при прорастании. Семянки проращивались при комнатной температуре в чашках Петри. Исследованные виды полыней Северо-Востока СССР разделяются на 3 группы по степени ослизнения семянок. К 1-й группе принадлежат *A. furcata* M. B., *A. lagopus* Fisch., *A. kruhsiana* Bess. и *A. lagocephala* (Bess.) DC. (2 последних вида близкородственные); у этих видов семянки после смачивания покрываются толстым слоем стекловидного слизистого вещества. Ко 2-й группе относятся *A. tilesii* Ledeb., *A. subarctica* Krasch., *A. punctigera* Krasch. и *A. norvegica* Fries (3 последних вида принадлежат к одному циклу); у видов этой группы семянки при увлажнении покрываются крупными каплями слизи без образования сплошного чехла. У видов 3-й группы семянки при прорастании не ослизняются (табл. 1).

Ослизнение семянок полыней обусловлено наличием в эпидермисе крупных специализированных клеток, содержимое которых при намокании разбухает, прорывает наружную стенку и сливается в сплошной чехол слизи (Александров и Савченко, 1947, 1949; Поляков, 1961; Конычева и Бутник, 1968; Алимухамедова, 1969). По мнению многих авторов, ослизнение семянок при прорастании способствует прикреплению их к частицам почвы, создает относительно устойчивый запас влаги и предохраняет прорастающее семя от грибковых заболеваний. Ослизняющиеся клетки на плодах и семенах свойственны главным образом пустынным видам, а также видам, обитающим в каменистых и щебнистых горных тундрах, на щебнистых осыпях и песчаных приморских дюнах, где растения периодически испытывают дефицит влаги, что могло бы особенно неблагоприятно сказаться на прорастании семян.

---

[1] В. Г. Александров и М. И. Савченко (1951), изучая развитие плода и семени в сем. сложноцветных, указывали, что причины, обусловливающие «столь правильное оформление и распределение остатков сильно разрушенной ткани, еще неясны».

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика местообитаний и географического распространения видов полыней с ослизняющимися и не ослизняющимися семянками

Виды	Наиболее характерные местообитания	Географическое распространение	Степень океаничности — континентальности вида
Группа 1. Семянки при прорастании покрываются слоем слизи			
Artemisia furcata	Сухие щебнистые горные тундры	Горные районы Восточной Сибири и Дальнего Востока, тундровая зона от Таймыра до Аляски включительно	Умеренно континентальный
A. lagopus	Сухие каменистые и щебнистые склоны	Верхояно-Колымская горная страна (включая арктическую оконечность)	Континентальный
A. lagocephala	Каменистые россыпи и скальные обнажения	Гольцы и таежный пояс гор Восточной Сибири и Дальнего Востока	Умеренно континентальный
A. kruhsiana	Каменистые осыпи и песчано-галечные участки пойм	Горные районы Северо-Востока СССР	Континентальный
Группа 2. Семянки покрываются отдельными каплями слизи			
A. tilesii	Нивальные луговины, не задернованные склоны берегов рек и озер	Почти циркумполярный вид. Зональные тундры Евразии и Северной Америки, изредка в субарктических высокогорьях	Нейтральный
A. subarctica	Каменистые горные тундры и сухие горные лиственничные редколесья	Верхояно - Колымская горная страна (включая ее арктическую оконечность)	Умеренно континентальный
A. punctigera	Песчаные приморские дюны и щебнистые склоны, лиственничные редколесья	о. Сахалин	Океанический
A. norvegica	Каменистые тундры и сухие щебнистые склоны	Северный и Полярный Урал, Норвегия, Шотландия	Субокеанический
Группа 3. Семянки не ослизняются			
A. flava	Суглинисто-пятнистые, каменистые тундры	Горный арктический вид, Западная Чукотка	Континентальный
A. globularia	Увлажненные суглинисто-пятнистые тундры	Центральная и Восточная Чукотка, острова Берингова моря, Аляска.	Океанический
A. glomerata	Щебнистые россыпи и галечные косы	Чукотка, Камчатка, Охотское побережье, Сахалин, Аляска	Субокеанический
A. senjavinensis	Сухие щебнистые тундры (кальцефит)	Юго-восток Чукотского полуострова, п-ов Сьюарда (Аляска)	Океанический
A. arctica	Приморские травянистые и субальпийские луговины	Аркто-гольцовый вид, Камчатка, Чукотка, Сев. Америка	»

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Наиболее характерные местообитания	Географическое распространение	Степень океаничности — континентальности вида
A. vulgaris	Лиственничные леса, долины рек, овраги, горные склоны, около полей и жилья	Евразия и Северная Америка (лесная, отчасти лесостепная зоны)	Нейтральный
A. opulenta	Приморские луговины и пойменные березняки	Сахалин, Охотское побережье, Камчатка	Океанический
A. stelleriana	Приморские песчано-галечниковые косы, иногда щебнистые склоны	Бореальный вид. Дальний Восток, Сев. Америка, Скандинавия	»

При сравнении характерных местообитаний и географического распространения видов полыней выявляется связь степени ослизнения зрелых семянок с современными условиями произрастания растений и особенностями их географического распространения (табл. 1), в частности со степенью океаничности — континентальности вида (Юрцев, 1968).

Представители 1-й группы (с сильно ослизняющимися семянками) произрастают в основном на сухих местообитаниях; часть из них строго приурочена к щебнистым осыпям или скальным обнажениям и песчано-галечным речным косам, а другие к каменистым горным тундрам. Эти виды являются строго континентальными, как например *A. lagopus*, *A. kruhsiana*, или умеренно континентальными (*A. furcata*, *A. lagocephala*),[1] т. е. встречаются в тех районах, где на обычных для этих видов местообитаниях существует дефицит влаги.

2-я группа видов (со слабым ослизнением семянок) неоднородная (отчасти переходная) по континентальности—океаничности, но обнаруживает определенную связь с хорошо дренированными местообитаниями. Сюда относятся 3 вида из цикла *Polyanthae* Krasch. (*A. subarctica*, *A. punctigera* и *A. norvegica*; интересно, что их сородич *A. arctica* Less. не обнаруживает ослизнения семянок!) и *A. tilesii*, экологическая амплитуда которой шире; кроме незадернованных осыпающихся склонов и береговых обрывов, она встречается также на заиленных галечниках и умеренно увлажненных нивальных луговинах (родственные виды из группы *A. vulgaris* L. s. l. имеют неослизняющиеся семянки).

В 3-ю группу входят виды, семянки которых совершенно не ослизняются при прорастании. Эти виды преимущественно океанические или субокеанические, за исключением *A. flava* Jurtz. (встречающейся в континентальных районах Западной Чукотки, но весьма близкой к океаническому виду *A. globularia* Bess.), а также *A. vulgaris*, которая, имея весьма обширный ареал, может быть охарактеризована как нейтральная в отношении континентальности—океаничности климата. Таким образом, при освоении представителями той или иной группы территории с континентальным климатом бывают как случаи сохранения прежних особенностей прорастания семянок, так и изменения характера их прорастания (что, очевидно, имеет приспособительное значение).

Анализируя морфолого-анатомические особенности семянок (табл. 2) представителей цикла *Vulgares* Rydb., *A. tilesii*, *A. vulgaris* и *A. opulenta* Pampan. (рис. 1, *А*, *В*, *Г*), прежде всего следует отметить характерное утолщение стенок внешнего слоя клеток семенной оболочки, наиболее ярко выраженное у двух последних видов, и наличие механической ткани над проводящими пучками в плодовой оболочке семянок *A. tilesii* и *A. opu-*

[1] У *A. furcata* диплоидная раса является континентальной, а тетраплоидная — субокеанической.

ТАБЛИЦА 2

Анатомические особенности семянок полыней Северо-Востока СССР

Виды	Плодовая оболочка										Семенная оболочка		
	двурядная	однорядная	плотно прилегает к семени	неплотно прилегает к семени	с ослизняющимися клетками в эпидермисе	без ослизняющихся клеток в эпидермисе	с тяжами механической ткани в проводящих пучках	со смоляными каналами над проводящими пучками	с гидроцитными клетками под эпидермисом	с сильно утолщенными наружными стенками эпидермальных клеток	с сильно утолщенными стенками наружных клеток	со слабо утолщенными стенками наружных клеток	с неравномерно утолщенными радиальными стенками наружных клеток
Artemisia vulgaris		+	+								+		
A. opulenta		+		+		+	+				+		
A. tilesii	+		+		+		+				+		
A. stelleriana				+		+	+					+	
A. arctica	+			+		+		+		+		+	
A. subarctica	+			+	+			+	+	+		+	
A. disjuncta		+		+				+		+		+	
A. punctigera	+		+		+			+				+	
A. norvegica		+	+		+			+	+			+	
A. globularia		+		+		+							+
A. flava		+		+		+							+
A. furcata		+	+		+								+
A. glomerata		+		+		+				+		+	
A. senjavinensis		+		+		+				+		+	
A. lagopus		+	+		+							+	
A. kruhsiana		+	+		+							+	
A. lagocephala	+			+	+				+				+

lenta. В плодовой оболочке семянок *A. stelleriana* Bess. (рис. 1, *Б*) также имеются тяжи одревесневшей паренхимы в проводящих пучках, что, возможно, свидетельствует об ее отдаленном родстве с циклом *Vulgares*; однако строение внешнего слоя клеток семенной оболочки, имеющих слабо утолщенные стенки, указывает на ее систематическую обособленность. Продольная ребристость (или, точнее, складчатость) и вздутость[1] семянок *A. stelleriana*, которые И. М. Крашенинников (1958) рассматривал как показатель примитивности этого вида, скорее всего являются приспособлением к произрастанию в приморской полосе; это подтверждается строением семянок двух ярко выраженных океанических видов — *A. opulenta* и *A. arctica*, плодовая оболочка которых также неплотно прилегает к семени. Семянки *A. tilesii*, имеющие среди изученных видов цикла *Vulgares*, наиболее сложную плодовую оболочку и наименее утолщенные стенки клеток внешнего слоя семенной оболочки, вероятно, наиболее близки к семянкам исходных форм всего цикла. Семянки *A. vulgaris*, у которых плодовая оболочка состоит из одного слоя тонкостенных клеток, эволюционно более подвинуты; подобная направленность эволюции покрова семянки, возможно, связана с особенностями малоцветковой корзинки, в которой функции защиты и регуляции разбрасывания семезачатков выполняют листочки обертки. У *A. vulgaris* они раскрываются только при подсыхании, т. е. движения обертки происходят по типу xerochasy, описанному Зохари (Zohary, 1950).

Семянки видов цикла *Polyanthae* (рис. 2 и 3, *А*; табл. 2), имея схизогенные смоляные каналы над проводящими пучками в плодовой оболочке, занимают обособленное положение среди семянок исследованных видов полыней Северо-Восточной Азии; однако, как показали наши исследования, обнаруживают большое сходство по этому признаку с семянками *A. maximovicziana* Krasch.— дальневосточного представителя цикла *Heterophyllae* Krasch. Кроме того, семянки цикла *Polyanthae* сходны по данному признаку с семянками *Leucanthemum vulgare* Lam. и *Pyrethrum roseum* (Adam) M. B., у которых также имеются смоляные каналы в плодовой оболочке (Мурадян, 1967), но под проводящими пучками; расположением каналов они отличаются от семянок группы *A. norvegica* — *A. arctica* и *A. maximovicziana*. Семянки представителей цикла *Polyanthae* различаются по строению плодовой оболочки. Семянки *A. arctica* (рис. 2, *А*) с плодовой оболочкой, неплотно примыкающей к семени, без ослизняющихся клеток, но с сильно утолщенными наружными стенками эпидермиса и широкопросветными смоляными каналами, наиболее заметно отличаются от семянок *A. norvegica* и *A. punctigera*, которые имеют плодовую оболочку, плотно прилегающую к семени, с ослизняющимися клетками и узкопросветными смоляными каналами (рис. 2, *В*, *Г*). Семянки *A. subarctica* (рис. 3, *А*) и *A. disjuncta* Krasch. (рис. 2, *Б*) занимают промежуточное положение по строению плодовой оболочки; однако они имеют большое сходство с семянками *A. arctica*, особенно по размерам смоляных каналов и утолщению наружных стенок эпидермиса. Семянки у наиболее удаленных друг от друга популяций *A. arctica* (с Камчатки и Чукотского полуострова) и *A. subarctica* (с северного Верхоянья) хорошо различаются по характеру плодовой оболочки; однако они обнаруживают постепенное сближение по ряду признаков в переходной области их распространения, что затрудняет разграничение этих видов по строению плодовой оболочки, особенно растений с западной Чукотки и с Охотского побережья.

Сходное строение наружного слоя клеток семенной оболочки (неравномерно утолщенные радиальные стенки) у семянок *A. globularia*, *A. flava* и *A. furcata* (цикл *Hyperboreae* Krasch.— рис. 3) указывает на их родственные связи, а характер плодовой оболочки говорит о том, что перед нами представители двух линий развития. У *A. furcata* (рис. 3, *Б*)

[1] Вздутость обусловлена наличием воздушной полости между плодовой и семенной оболочками.

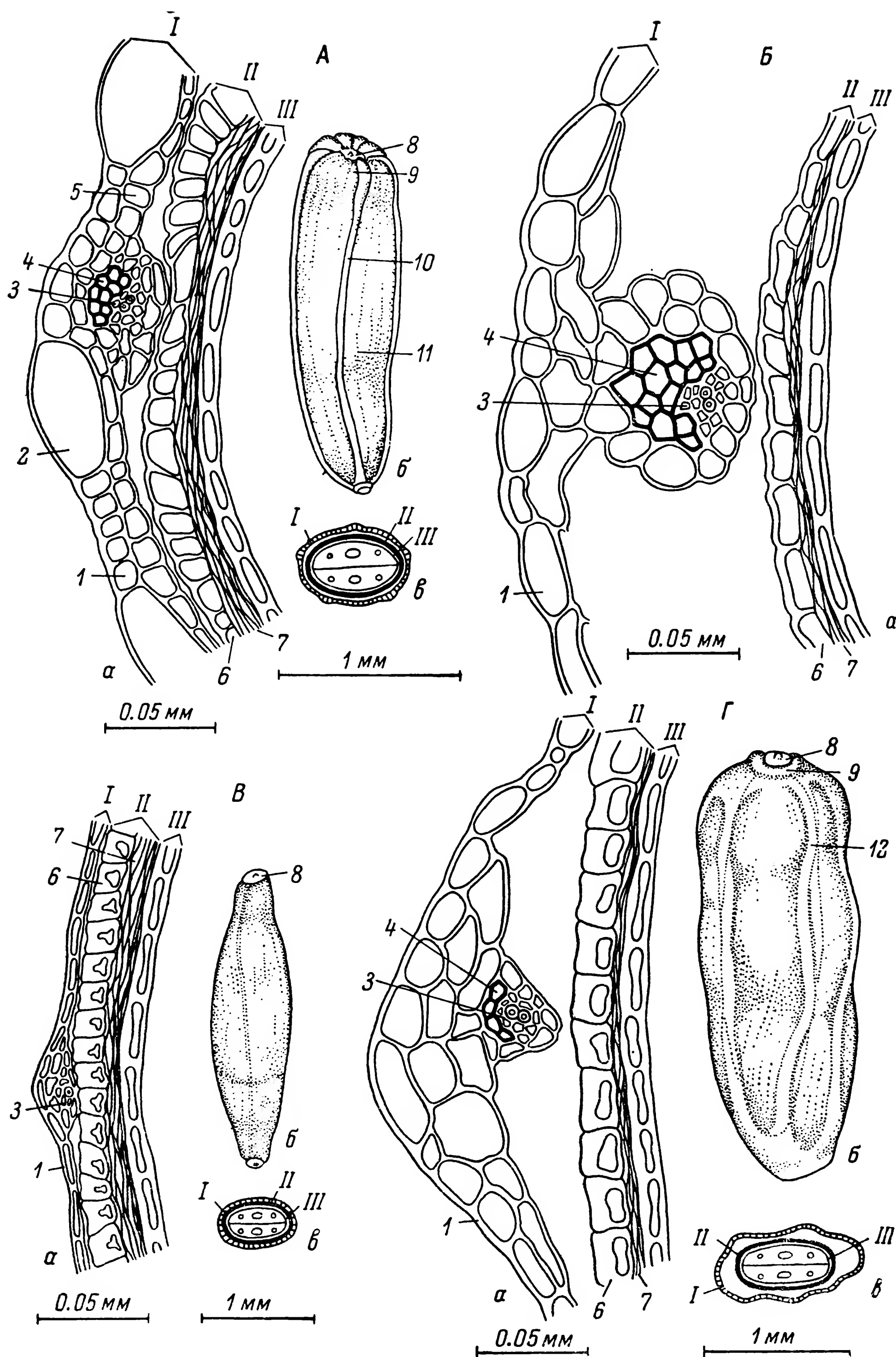


Рис. 1. Поперечные срезы и общий вид семянок

А — *A. tilesii*, Камчатка, пос. Усть-Камчатск (П-243); **Б** — *A. stelleriana*, Камчатка, пос. Усть-Камчатск (П-318); **В** — *A. vulgaris*, Якутия, пос. Селирикан (П-196); **Г** — *A. opulenta*, Камчатка, пос. Усть-Камчатск (П-204). Условные обозначения ко всем рисункам: *а* — поперечный срез покровов семянки, *б* — общий вид семянки, *в* — схема поперечного среза семянки; *I* — плодовая оболочка, *II* — семенная оболочка, *III* — остаток эндосперма; *1* — эпидермис, *2* — ослизняющаяся клетка, *3* — проводящий пучок, *4* — склеренхима, *5* — субэпидермальные клетки, *6* — наружные клетки семенной оболочки, *7* — слой облитерированных клеток, *8* — место прикрепления венчика, *9* — валик, *10* — ребро, *11* — продольная штриховатость, *12* — складка плодовой оболочки, *13* — смоляной канал, *14* — гидроцитные клетки, *15* — железка

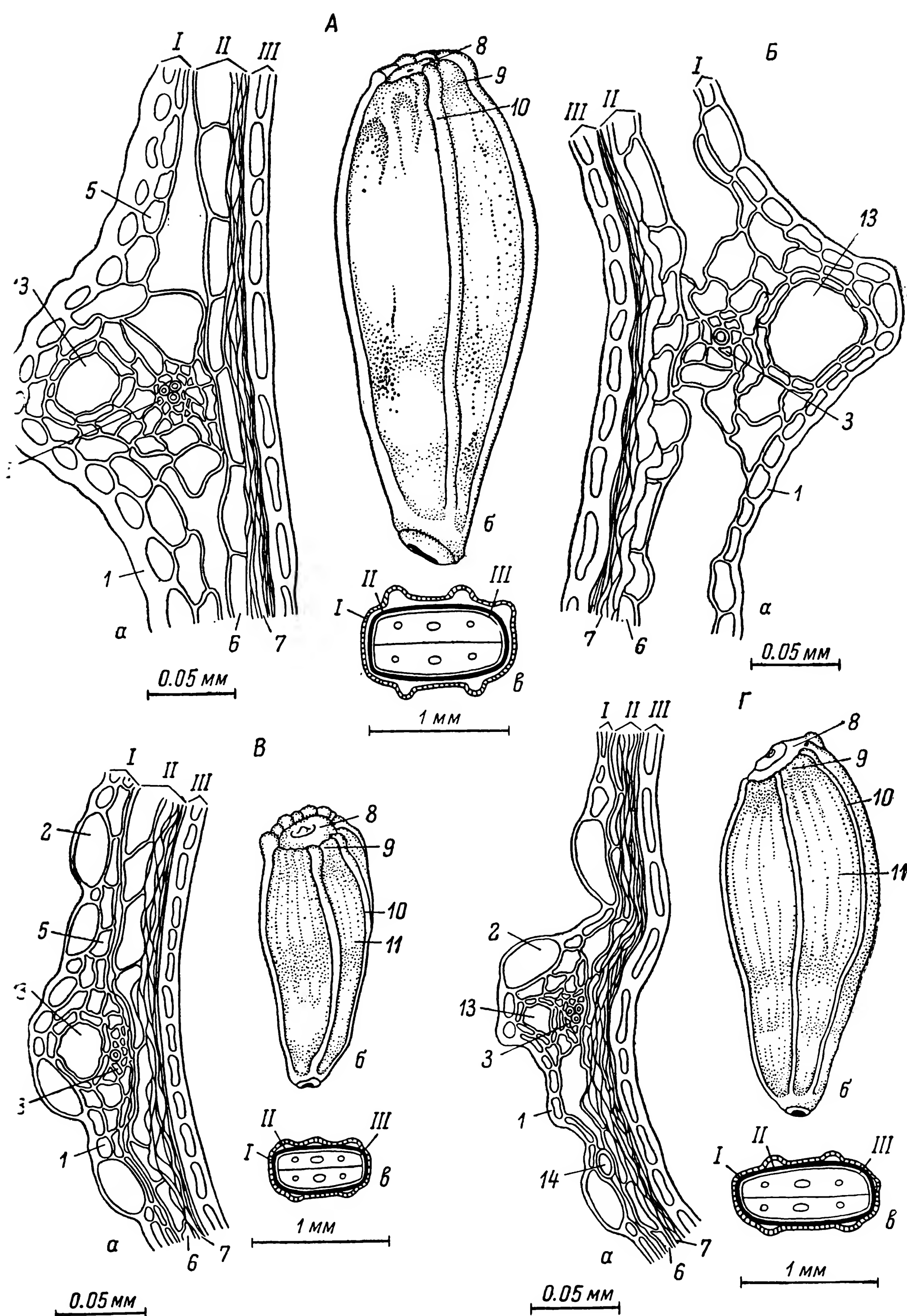


Рис. 2. Поперечные срезы и общий вид семянок

А — *A. arctica*, Камчатка, пос. Усть-Камчатск (П-235); Б — *A. disjuncta*, Монголия, хр. Ихэ-Богдо; В — *A. punctigera*, Сахалин (П-138); Г — *A. norvegica*, Полярный Урал, р. Обь (П-166). Обозначения те же, что на рис. 1

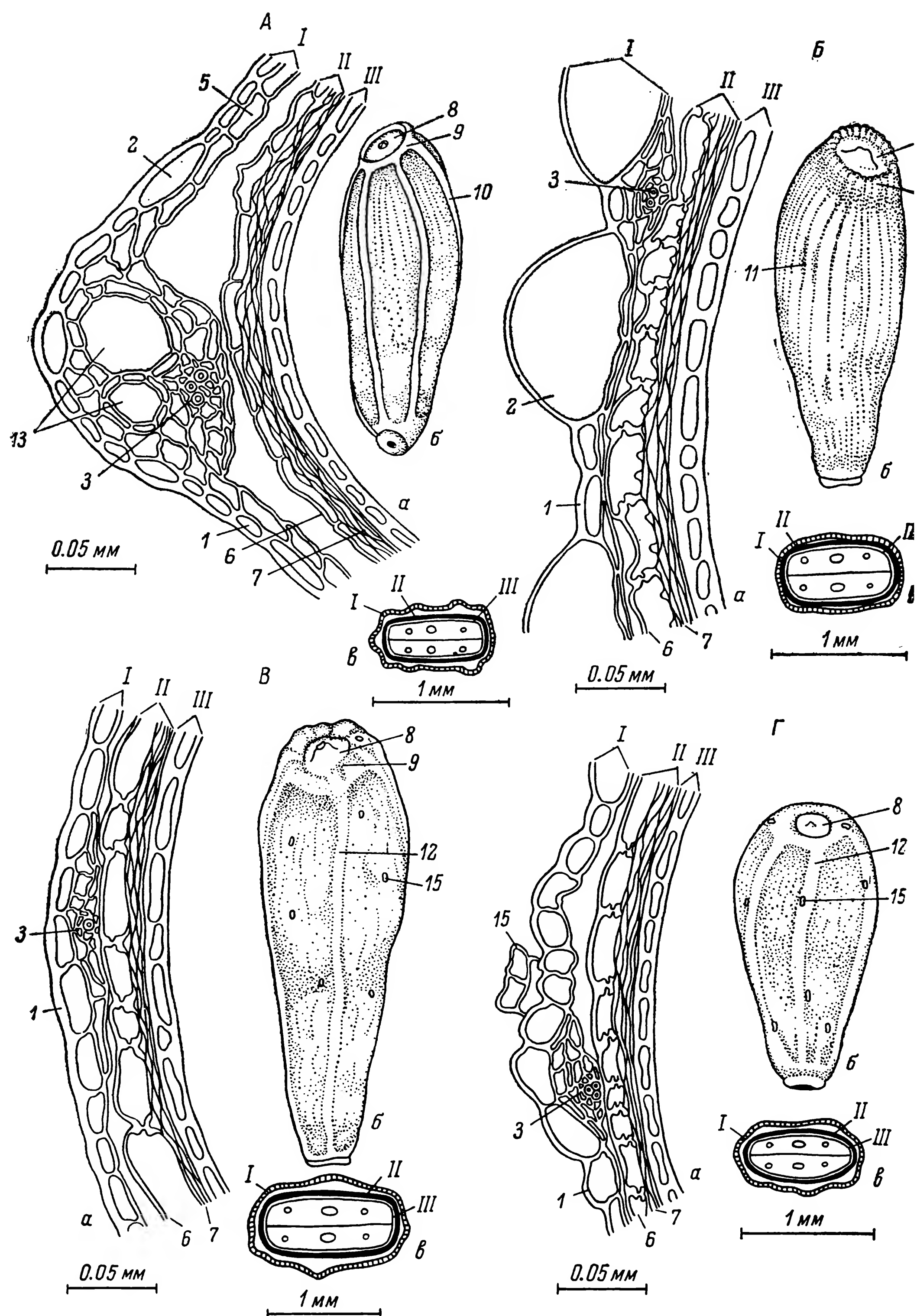


Рис. 3. Поперечные срезы и общий вид семянок

А — *A. subarctica*, Якутия, р. Яна (П-150); *Б* — *A. furcata*, Чукотский п-ов, пос. Лаврентия (П-192); *В* — *A. globularia*, Чукотский п-ов, пос. Лаврентия (П-116); *Г* — *A. flava*, Западная Чукотка, г. Эльвеней (П-490). Обозначения те же, что на рис. 1

почти вся семянка покрыта крупными ослизняющимися клетками, которые образуют на плодовой оболочке хорошо заметную продольную штриховатость, что является признаком специализации к специфическим условиям произрастания в сухих щебнистых горных тундрах. Это подтверждает мнение Б. А. Юрцева (1968), считающего, что исходные формы данного вида развивались в высокогорьях Верхояно-Колымской горной страны. Становление исходных форм *A. globularia* (рис. 3, *В*) и *A. flava* (рис. 3, *Г*), семянки которых не имеют ослизняющихся клеток, очевидно, протекало в пределах Берингийской суши (Крашенинников, 1943) в условиях более влажного климата.

Семянки *A. senjavinensis* Bess. и *A. glomerata* Ledeb. (цикл *Cryophilae* Krasch.) (табл. 2) имеют большое сходство по макроморфологическим признакам и строению семенной оболочки; наружные клетки последней равномерно утолщены. Особенностью плодовой оболочки *A. senjavinensis* (рис. 4, *Б*) является присутствие наряду с нормальными эпидермальными клетками с сильно утолщенными наружными стенками особых клеток, по форме подобных ослизняющимся, но не функционирующих как таковые. В плодовой оболочке семянок *A. glomerata* (рис. 4, *А*) присутствуют только нормальные эпидермальные клетки с сильно утолщенными наружными стенками, кроме того, на поверхности семянок имеются редкие железки, а иногда и редкие ломкие волоски. Эти особенности обнаружены нами у растений с Чукотки (окрестности пос. Энмелен) и Камчатки (район Кроноцкого озера).

Очень интересная особенность плодовой оболочки свойственна семянкам *A. lagocephala* (цикл *Crossostephiopsidae* Krasch.), у которых под эпидермисом, содержащим крупные ослизняющиеся клетки, расположен ряд широкопросветных гидроцитных клеток с рассеянной поровостью (рис. 4, *Г*; табл. 2). Подобное строение плодовой оболочки, по Александрову и Савченко (1949), указывает на то, что водоснабжение организма при развитии семянок было очень напряженным и потребовало развития специальных приспособительных структур, таких как гидроциты. Они рассматривают ослизняющиеся клетки и гидроциты как физиологический аппарат плодовой оболочки семянок для поглощения воды из воздуха или росы. Среди изученных видов отдельные гидроцитные клетки в плодовой оболочке имеются также у семянок *A. norvegica* и *A. subarctica*, причем они всегда располагаются под ослизняющимися клетками. Все 3 вида являются преимущественно горными растениями и произрастают в сухих местообитаниях. У систематически близкого к *A. lagocephala* вида *A. kruhsiana* (рис. 4, *В*; табл. 2) семянки сплошь покрыты ослизняющимися клетками. Александров и Савченко (1949) при характеристике семянок *A. herba-alba* Asso писали, что «превращение всех клеток в ослизняющиеся, очевидно, делает излишним формирование из клеток мезокарпия гидроцитов. . . вода и поглощается и удерживается только одним мощным эпидермисом». С этой точки зрения строение семянок *A. kruhsiana* является более специализированным, чем у *A. lagocephala*. Очень сходны по строению семянки *A. kruhsiana* и далекий от нее в систематическом отношении *A. lagopus* (рис. 5, табл. 2); оба вида распространены в пределах Верхояно-Колымской горной страны и растут примущественно на сухих щебнистых осыпях.

Следует подчеркнуть, что ребристость семянок многих видов полыней имеет разную природу. В частности, она может быть обусловлена присутствием в эпидермисе крупных ослизняющихся клеток. При описании семянок подобного типа (*A. furcata*, *A. kruhsiana*, *A. lagopus*) (табл. 3) мы называем эту ребристость продольной штриховатостью. Настоящая ребристость имеется у семянок *A. tilesii* (табл. 3), у которой ребра образованы тяжами механической ткани над проводящими пучками, и у видов комплекса *A. norvegica*—*A. arctica* (табл. 3), у которых ребра образованы смоляными каналами. У *A. globularia*, *A. flava*, *A*, *glomerata*, *A. opulenta* и *A. stelleriana* (табл. 3) плодовая оболочка не плотно прилегает к семени и образует складки, которые могут не совпадать с расположением проводя-

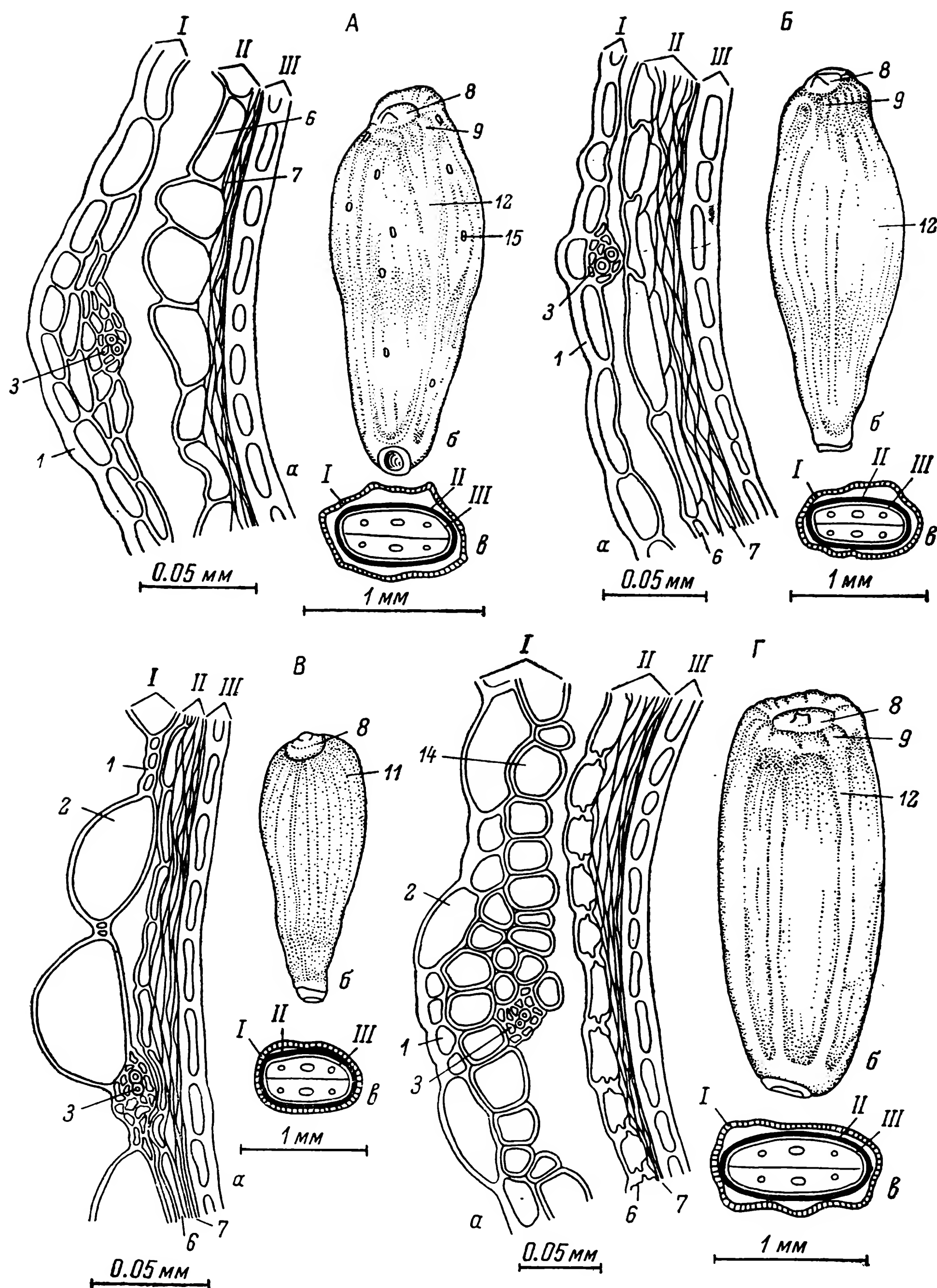


Рис. 4. Поперечные срезы и общий вид семянок

А — *A. glomerata*, Чукотский п-ов, пос. Энмелен (П-261); *Б* — *A. senjavinensis*, Чукотский п-ов, бухта Пенкигней (П-310); *В* — *A. kruhsiana*, Западная Чукотка, пос. Апапельхино (П-1); *Г* — *A. lagocephala*, Амурская обл., с. Кондон (П-400). Обозначения те же, что на рис. 1

ТАБЛИЦА 3

Исследованные морфологические признаки семянок полыней Северо-Востока СССР

Виды	Размер		Форма				Поверхность					Цвет				Верхушка		Прочие признаки	
	мелкие (1.0) 1.9 (2.7) мм дл.	средних размеров (1.5) 2.7 (4.0) мм дл.	узколанцетные	узкоэллиптические	обратнояйцевидные	узкообратнояйцевидные	продольнобристая	продольноштриховатая	продольноморщинистая	железистая	блестящая	светло-коричневый	темно-коричневый	светло-серый	белый	косо срезанная	округлая	место прикрепления венчика окружено валиком	семя полностью выполняет плодовую оболочку
Artemisia vulgaris . . .	+		+								+		+				+		+
A. opulenta .		+		+					+		+				+	+		+	
A. tilesii .	+			+			+					+				+		+	
A. stelleriana .		+		+					+					+		+		+	
A. arctica		+				+	+					+				+		+	
A. subarctica	+					+	+						+			+		+	
A. norvegica		+				+	+					+				+		+	+
A. punctigera	+					+	+						+			+		+	+
A. globularia		+				+			+	+			+			+		+	
A. flava	+				+				+	+		+				+			
A. furcata		+				+		+						+		+		+	
A. glomerata		+				+			+	+	+	+				+		+	
A. senjavinensis		+				+			+			+				+		+	
A. lagopus	+				+			+					+				+		+
A. kruhsiana	+				+			+				+				+			+
A. lagocephala	+			+					+						+	+		+	

щих пучков; семянки подобного типа мы называем продольно-морщинистыми.

На основании проведенного исследования можно отметить определенную тенденцию в эволюционном преобразовании анатомо-морфологического строения семянок полыней Северо-Востока СССР. В ряде групп видов полыней прослеживается переход от семянок с плодовой оболочкой, неплотно прилегающей к семени, к семенам с плодовой оболочкой, почти полностью преобразованной в аппарат ослизнения. Этот процесс, как было сказано выше, имеет ясно выраженное приспособительное значение и без дополнительных морфолого-биологических признаков не может использоваться в качестве критерия примитивности или эволюционной подвинутости таксонов различного уровня.

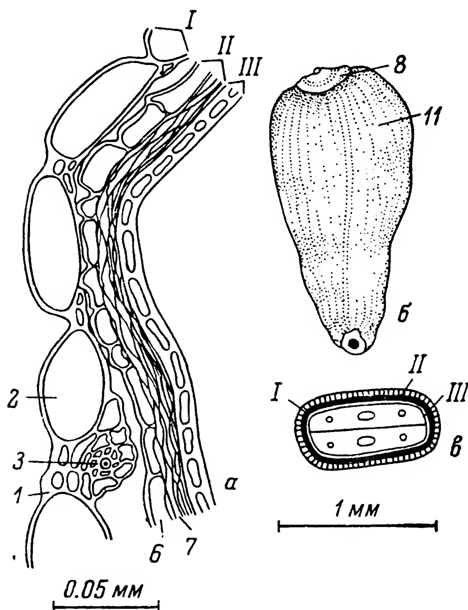


Рис. 5. Поперечные срезы и общий вид семянки *A. lagopus*, Якутия, пос. Чай-Тумус (П-40)

Обозначения те же, что на рис. 1

Опыт обработки серии видов показал, что анатомо-морфологические особенности семянок полыней Северо-Востока СССР могут быть использованы для выяснения родства таксонов и в качестве диагностических признаков для идентификации видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПОЛЫНЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР ПО ПЛОДАМ

1. Семянки мелкие, обычно (1.0) 1.9 (2.7) мм дл. . . . 2.
— Семянки средних размеров: (1.5) 2.7 (4.0) мм дл. . . 9.
2. Семянки имеют ослизняющиеся клетки . . . . 3.
— Семянки не имеют ослизняющихся клеток . . . . 8.
3. Семянки обратнояйцевидные или узкообратнояйцевидные . . 4.
— Семянки узкоэллиптические . . . . 7.
4. Семянки обратнояйцевидные, продольноштриховатые . 5.
— Семянки узкообратнояйцевидные, продольноребристые . . . . 6.
5. Семянки (1.0) 1.6 (2.2) мм дл., поверхность светло-коричневая . . . . *A. kruhsiana*.
— Семянки более крупные: (1.5) 1.8 (2.0) поверхность темно-коричневая . . . . *A. lagopus*.
6. Семянки (1.3) 1.9 (2.5) мм дл., поверхность на верхушке в межреберных пространствах продольноштриховатая, темно-коричневая, ребра красновато-коричневые . . . . *A. punctigera*.
— Семянки более крупные (1.6) 2.0 (2.5) мм дл., поверхность в межреберных пространствах слабоморщинистая, темно-коричневая, ребра светло-коричневые . . . . *A. subarctica*.
7. Семянки (1.2) 2.1 (2.7) мм дл., продольноребристые, слабо скрученные, поверхность светло-коричневая . . . . *A. tilesii*.
— Семянки (1.7) 2.1 (2.5) мм дл., поверхность продольноморщинистая, белая . . . . *A. lagocephala*.
8. Семянки (1.2) 1.7 (2.2) мм дл., узколанцетные, суженные к верхушке и основанию, слабо скрученные, поверхность голая, коричневая, блестящая . . . . . . *A. vulgaris*.

— Семянки (1.5) 1.8 (2.2) мм дл., обратнояйцевидные, поверхность продольноморщинистая, редкожелезистая, светло-коричневая . . . . *A. flava*.
9. Семянки имеют ослизняющиеся клетки . . . . 10.
— Семянки не имеют ослизняющихся клеток . . . . 11.
10. Семянки (1.5) 2.2 (3.0) мм дл., узкообратнояйцевидные, иногда к верхушке суженные, поверхность продольноштриховатая, светло-серая . . . . *A. furcata*.
— Семянки более крупные: (2.1) 2.9 (3.7) мм дл., поверхность продольноребристая, в межреберных пространствах продольноштриховатая, светло-коричневая . . . . *A. norvegica*.
11. Семянки узкоэллиптические . . . . 12.
— Семянки узкообратнояйцевидные . . . . 13.
12. Семянки (2.0) 2.5 (3.0) мм дл., поверхность морщинистая, белая, блестящая. Семя не полностью выполняет плодовую оболочку . . . . *A. opulenta*.
— Семянки более крупные: (3.0) 3.3 (3.7) мм дл., поверхность грубоморщинистая, серая, матовая . . . . *A. stelleriana*.
13. Семянки (1.8) 2.8 (4.0) мм дл., поверхность продольноребристая, светло-коричневая . . . . *A. arctica*.
— Семянки продольноморщинистые . . . . 14.
14. Семянки (1.8) 2.4 (3.0) мм дл., поверхность голая, светло-коричневая, на верхушке зеленоватая . . . . *A. senjavinensis*.
— Семянки железистые . . . . 15.
15. Семянки (1.6) 2.6 (3.6) мм дл., поверхность темно-коричневая, на верхушке темно-пурпуровая . . . . *A. globularia*.
— Семянки (1.5) 2.4 (3.1) мм дл., поверхность светло-коричневая, блестящая . . . . *A. glomerata*.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. Высш. школы, биол. науки, 11. — Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1947). Об ослизняющихся клетках на семянках сложноцветных. Сов. бот., 15, 3. — Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1949). Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их происхождения и местообитания. Бот. ж., 34, 2. — Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1951). Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, Морфол. и анатом. растений, 2. — Алимухамедова С. (1969). Об особенностях строения семянок полыней. Узб. биол. ж., 1. — Кожанчиков В. И. (1969). Морфолого-географическое исследование семян представителей семейства *Caryophyllaceae* Juss. европейской части СССР. Дисс., БИН, Л. — Конычева В. И., А. А. Бутник. (1968). Формирование покрова семянок полыни. Узб. биол. ж., 4. — Крашенинников И. М. (1943). Древнеангарские и древнеберингийские элементы рода *Artemisia* во флоре Советской Арктики. — Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 2.— Крашенинников И. М. (1958). Роль и значение Ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразиатских групп полыней подрода *Euartemisia*. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 3. — Мурадян Л. Г. (1967). Анатомическое строение семяпочек некоторых представителей подтрибы *Chrysantheminae* (*Asteraceae*). Биол. ж. Армении, 20, 10. — Поляков П. П. (1961). Материалы к систематике рода полынь — *Artemisia* L. Матер. к флоре и растит. Казахстана. — Юрцев Б. А. (1968). Высокогорная флора Сунтар-Хаята. — Hultén E. (1954). *Artemisia norvegica* Fr. and its allies. — Zohary M. (1950). Evolutionary trends in the fruiting head of *Compositae*. Evolution, 4, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 I 1973).

УДК 581.55 : 582.475.4 : 634.948 (571.16)

С. М. Горожанкина

СИНУЗИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА КЕДРОВНИКОВ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

S. M. GOROZHANKINA. A SINUSIAL CHARACTER OF THE SOIL COVER OF THE CEDAR FORESTS IN THE TOMSK REGION

Излагаются результаты изучения синузиальной структуры напочвенного покрова кедровников при маршрутных исследованиях. Каждая ассоциация характеризуется определенным синузиальным сложением, обусловленным по преимуществу формами микрорельефа, реже степенью освещенности. Самую простую синузиальную структуру напочвенного покрова имеют кедровники зеленомошной подгруппы ассоциаций. Заболоченные сфагновые сообщества отличаются мозаичным сложением подчиненных ярусов. Для основных ассоциаций кедровой формации установлены формулы синузиальной структуры, дана краткая ботаническая характеристика основных синузий и их экологии.

Томская область расположена в центре ареала темнохвойных формаций Сибири (Шумилова, 1962), и таежные леса являются здесь зональной растительностью. Изменения некоторых ботанических показателей тайги в меридиональном направлении послужили в свое время основой для подразделения Б. Н. Городковым (1916) таежной части Западной Сибири на кедрово-болотистую и урманно-болотистую подзоны. Позднее В. Б. Сочава и др. (1953) выделили в пределах этой территории три широтных отрезка: подзоны северной, средней и южной тайги. В общих чертах подзональные особенности темнохвойных лесов Западной Сибири, и в частности Томской области, нашли отражение в работах Б. Н. Городкова (1916), В. Б. Сочавы и др. (1953, 1956), Г. В. Крылова (1958) и М. Ф. Елизарьевой (1961, 1962).

Томская область охватывает территорию средней и южной тайги. В связи с этим наблюдаются изменения структуры зональной растительности. На севере области безраздельно господствуют кедровые леса, а в южных районах на плакорах доминирует пихта. Как порода, более требовательная к теплу и трофности почв, пихта находит здесь оптимальные условия для развития и успешно конкурирует с кедром, вытесняя его на заболоченные участки. В направлении с севера на юг отмечается увеличение степени отравянелости напочвенного покрова темнохвойных лесов при одновременном падении роли мхов и кустарничков.

Подзональные особенности таежной растительности Томской области отражены в литературе довольно схематично и лишь в самых общих чертах. В связи с этим нам представлялось интересным проследить структуру подчиненных ярусов темнохвойных лесов в меридиональном направлении. Эта задача частично решалась нами при обследовании тайги в течение вегетационных периодов 1970—1971 гг. В статье излагаются некоторые результаты изучения синузиальной структуры напочвенного покрова кедровников с учетом субзонального расчленения территории. В связи с поставленной задачей проделана серия маршрутов в бассейны крупных притоков Оби — рек Ларьегана, Ильяка, Васюгана, Парабели, Чаи, Тыма и Кети. Для обследования выбирались крупные нетронутые участки тайги. Обследование велось по естественным экологическим профилям маршрутным методом. Излагаемый в статье материал основан на 270 геоботанических описаниях, сопровождаемых описаниями почв. Каждое сообщество характеризовалось с точки зрения синузиальной структуры напочвенного покрова. Синузию мы понимаем в смысле В. Н. Сукачева (1954) как структурную часть фитоценоза, обособленную фитоценотически, экологически и во времени. Мозаичность растительных сообществ (в смысле Ярошенко, 1958, 1960) в настоящее время изучается главным образом в стационарных условиях. Нами предпринята попытка изучения синузиальной структуры фитоценозов при маршрутных геоботанических исследованиях, в связи с чем разработана оригинальная методика, идея которой

подсказана моим научным руководителем Л. В. Шумиловой. Сущность методики заключается в том, что при изучении внутренней структуры сообществ выявлялось количественное соотношение синузий, слагающих напочвенный покров лесных фитоценозов, которое выражалось формулой подобно тому, как в лесоводческой практике принято определять породный состав древостоя. Во время общего геоботанического описания в фитоценозе глазомерно вычленялись наиболее устойчивые и четко оформленные пятна — синузии, которые подробно характеризовались по видовому составу, приуроченности к элементам микрорельефа, размерам и форме, происхождению (предположительно). Используя сокращенные названия доминирующих видов или групп, синузиям присваивались соответствующие названия в виде буквенного индекса, например: мт.-зм. — мелкотравно-зеленомошная, кч.-сф. — кустарничково-сфагновая и т. д. Из буквенных индексов составлялись формулы синузиальной структуры напочвенного покрова, в которых доля участия каждой синузии выражена цифрой, исходя из общей суммы 10. Структурная единица, имеющая оценку менее 1 (т. е. занимающая менее 10% площади в фитоценозе), отмечалась значком +. Доминирующая синузия, имеющая оценку более 5, рассматривается нами как ценозообразующая и в соответствии с ней (после анализа сводной таблицы всех описаний) присваивались наименования лесным ассоциациям. Число единиц, определяющих участие каждой синузии, устанавливалось глазомерно после подробного знакомства с фитоценозом.

Рассмотрим для примера кедрач осоково-сфагновый. Формула образуемого им напочвенного покрова — 8 ос.-сф. 2 баг.-зм.+бр.-зм. Это значит, что 80% площади в фитоценозе приходится на долю осоково-сфагновой синузии, по приствольным буграм, занимая 20% площади, располагается багульниково-зеленомошная синузия, а по валежнику изредка рассеяны вкрапления бруснично-зеленомошной синузии. Доминирующая синузия создает общий фон, в который вкраплены другие структурные элементы. Каждая синузия становится ценозообразующей лишь в строго определенных экологических условиях, за пределами которых она уже не может доминировать и в свою очередь образует вкрапления в определенных экологических нишах; в этом случае она является индикатором неоднородности микроэкологических условий в сообществе. Формула синузиальной структуры дает возможность довольно точно определить место каждого фитоценоза в общем экологическом ряду формации и среди близких (экологически) сообществ. Это особенно важно при составлении сводных геоботанических таблиц.

Основываясь на таксономических единицах классификации хвойных лесов Сибири, разработанной Л. В. Шумиловой (1962), мы выделяем в составе кедровой формации подгруппы ассоциаций мелкотравную (осочковый цикл), зеленомошную (гилокомиевый цикл) и сфагновую. Осочковые (с *Carex macroura* Meinsh.) кедровники приурочены к наиболее повышенным и хорошо дренируемым элементам рельефа. В своем распространении они ограничены территорией к югу от 58.5° с. ш. и в целом малохарактерны для кедровой формации. Наиболее широкое распространение имеют гилокомиевые кедровники, приуроченные к средним по степени увлажнения и богатству почвам, составляющие ядро кедровой формации. Заболоченные сфагновые леса, приуроченные к слабодренируемым участкам рельефа, составляют нижний отрезок экологического ряда.

В таежных лесах синузиальность особенно четко выражена в напочвенном покрове. Древостой, как правило, имеет значительную однородность, а подлесок настолько редкий, что не играет видимой роли. Ведущим фактором, обусловливающим мозаичность напочвенного покрова кедровников, является неоднородность поверхности — микрорельеф, определяющий эдафическую неоднородность. Степень освещенности является второстепенным фактором. В умеренно сомкнутом средневозрастном насаждении сомкнутость крон не бывает абсолютно однородной вследствие группового распределения древостоя и в пределах одного фитоценоза колеблется от 0.6 до 0.8. Например, в ассоциациях гилокомиевого цикла напочвенный

покров сохраняет однородность, несмотря на наличие лучше освещенных пятен, и лишь наиболее крупные прогалины, в несколько десятков квадратных метров, зарастают светолюбивыми видами. В заболоченных лесах с изреженным древостоем (сомкнутость крон 0.5—0.6) влияние освещенности сходит на нет, и синузии в своем распределении всецело обусловлены формами микрорельефа. В травяных (осочковых) кедровниках освещенность играет заметную роль в мозаичности нижних ярусов.

С изменением фитоценотической роли (количественного участия) синузий в сообществе значительно могут изменяться и их требования к условиям среды. Часто фактор, в одних условиях определяющий размещение какой-либо синузии, в иной экологической обстановке может отходить на задний план, и роль его становится незначительной. Рассмотрим это на конкретных примерах. На рисунке изображено распределение синузий в кедровниках — мелкотравно-осочковом и мелкотравно-зеленомошном. В первом случае (см. риунок, *а*) ценозообразующей является мелкотравно-зеленомошная синузия. В распределении мелкотравно-осочковых пятен решающую роль играют формы микрорельефа. Осочка (*Carex macroura*) выбирает более сухие участки и селится по микроповышениям (на приствольных буграх), проявляя в значительной степени безразличие к освещенности, так как она занимает наиболее затененные участки в сообществе. Во втором случае (см. рисунок, *б*) в своем распределении синузии как бы меняются местами; ценозообразующей становится мелкотравно-осочковая синузия. В условиях лучшей дренированности почвы осочка обнаруживает избирательность к освещенности. Наиболее затененные участки фитоценоза (приствольные повышения) остаются незанятыми доминирующей синузией и заселяются мелкотравно-зеленомошной. Таким образом, если в первом случае мозаичность обусловлена формами микрорельефа, то во втором степенью освещенности.

Несколько меняют свою экологию в составе «чужих» фитоценозов и вейниково-сфагновые синузии. В пределах таких сообществ они приурочены к обводненным микрозападинам. В одноименных фитоценозах, где вейниково-сфагновая синузия является ценозообразующей, поверхность мохового покрова, как правило, сухая, а обводненные микрозападины здесь заняты разнотравно-сфагновыми группировками.

Бруснично-мелкотравно-зеленомошный и бруснично-зеленомошный напочвенный покров под пологом кедровников является индикатором относительно бедных свежих почв облегченного механического состава (супеси и легкие суглинки). В то же время бруснично-мелкотравно-зеленомошная и бруснично-зеленомошная синузии за пределами одноименных ассоциаций приурочены к валежнику, т. е. их распределение обусловлено способностью к сапрофитному питанию составляющих их видов.

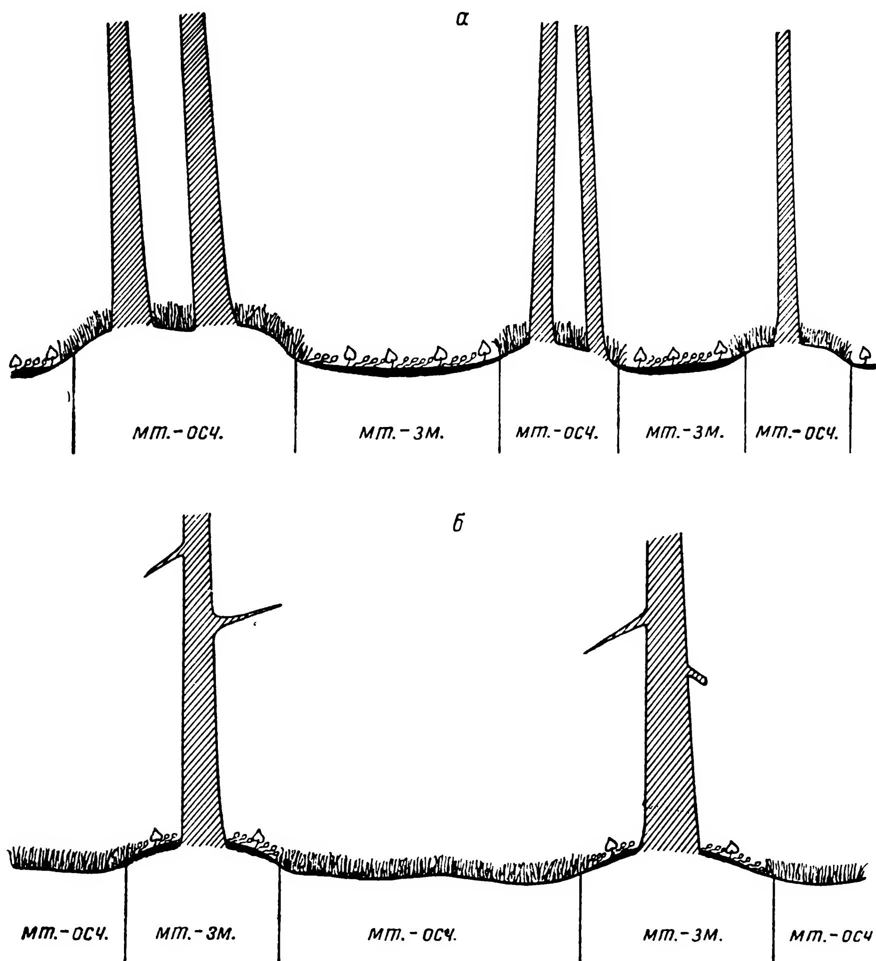
Отмеченные особенности экологии некоторых синузий, входящих в состав фитоценозов различных типов, отражаются на видовом составе этих синузий. Так, синузии гилокомиевого ряда (мелкотравно-зеленомошная, бруснично-мелкотравно-зеленомошная, бруснично-зеленомошная), приуроченные за пределами «своих» ассоциаций к валежнику, имеют обедненный видовой состав таежных тенелюбов. В моховом ярусе при этом возрастает обилие *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.; покрытие его может возрастать до 45%.

Аналогичные изменения видового состава мохового яруса отмечены и для вейниково-сфагновой синузии. В сообществах, где последняя является ценозообразующей (кедровник вейниково-сфагновый), в моховом покрове абсолютным доминантом является *Sphagnum girgensohnii* Russ. Вейниково-сфагновые вкрапления в составе фитоценозов других типов характеризуются более высокой фитоценотической ролью *Sph. angustifolium* (Russ.) C. Jens., а сфагнум Гиргензона занимает там подчиненное положение.

Как показывают наши данные, набор синузий в каждой ассоциации не является случайным. Некоторые синузии за рамками «своих» ассоциаций имеют такую высокую константность, что в фитоценозах других типов мо-

гут рассматриваться в качестве обязательных структурных единиц напочвенного покрова. Исходя из средних значений количественного участия таких «постоянных» структурных компонентов, мы составили формулы синузиальной структуры напочвенного покрова каждой ассоциации (табл. 1).

Рассмотрим ассоциации кедровников с точки зрения их синузиальной структуры (табл. 1). Наиболее простыми в этом отношении являются ассо-



Распределение синузий по формам микрорельефа

а — кедровник мелкотравно-зеленомошный, *б* — кедровник мелкотравно-осочковый; синузии: мт.-осч. — мелкотравно-осочковая, мт.-зм. — мелкотравно-зеленомошная

циации осочкового и гилокомиевого циклов. Абсолютное господство в сложении напочвенного покрова принадлежит доминирующей синузии, а «инородные» вкрапления составляют не более одной единицы. Начиная с кустарничково-сфагново-зеленомошной ассоциации, представляющей переход от зеленомошных типов леса к сфагновым, структура напочвенного покрова усложняется. Доминирующая синузия занимает не более 80% площади. В качестве обязательной примеси здесь присутствуют зеленомошные синузии, приуроченные к валежнику, а также вкрапления экологически пограничных ассоциаций, так что в целом фитоценоз представляет собой в той или иной степени мозаичное сообщество. При заболачивании одновременно с усложнением структуры напочвенного покрова снижается сомкнутость крон древесного яруса (до 0.4) и класс бонитета (до IV—V).

Н. А. Миняев (1963) рассматривает структуру напочвенного покрова как достаточно надежный показатель степени устойчивости и целостности

ТАБЛИЦА 1

Формулы синузиальной структуры основных ассоциаций кедровой формации

Подгруппы ассоциаций	Циклы ассоциаций	Ассоциация	Сомкнутость крон	Класс бонитета	Формулы синузиальной структуры: подзона средней тайги	Формулы синузиальной структуры: подзона южной тайги
Мелкотравная	Осочковый	Мелкотравно-осочковая (*Carex macroura* Meinsh.)	0.7—0.8	I—II	—	10 мт.-осч.+осч.-зм.
		Хвощово (*Equisetum pratense* Ehrh.)-осочковая	0.7—0.8	I—II	—	9 хв.-осч. 1 мт.-зм.
Зеленомошная	Гилокомиевый	Мелкотравно-зеленомошная	0.7—0.8	II—III	10 мт.-зм.	10 мт.-зм.
		Бруснично - мелкотравно - зеленомошная	0.7—0.8	II—III	10 бр.-мт.-зм.+хв.-зм.	10 бр.-мт. -зм.
		Бруснично-зеленомошная	0.7—0.8	II—III	10 бр.-зм.	10 бр.-зм.
		Хвощово (*E. silvaticum* L.)-зеленомошная	0.7—0.8	II—III	9 хв.-зм. 1 бр.-зм.	9 хв.-зм. 1 бр.-зм.+мт.-зм
	Плеурозиевый	Кустарничково-зеленомошная	0.6—0.7	III—IV	10 кч.-зм.	10 кч.-зм.
		Багульниково-зеленомошная	0.5—0.6	III—IV	10 баг.-зм.	10 баг.-зм.
		Кустарничково-сфагново-зеленомошная	0.6—0.7	III—IV	8 кч.-сф.-зс. 1 баг.-зм. 1 бр.-зм.	
Сфагновая	Травяно-сфагновый	Вейниково (*C. langsdorffii* Trin.)-сфагновая	0.4—0.5	IV—V	8 вейн.-сф. 2 рз.-сф.+мт.-зм.	7 вейн.-сф. 2 рз.-сф. 1 мт.-сф.+мт.-зм.
		Хвощово (*E. silvaticum*)-сфагновая	0.4—0.5	IV—V	8 хв.-сф. 2 бр.-зм.+вейн.-сф.	7 хв.-сф. 2 бр.-зм. 1 вейн.-сф
		Осоково (*C. globularis* L.)-сфагновая	0.3—0.4	IV—V	8 ос.-сф. 2 кч.-зм.	8 ос.-сф. 2 кч.-зм.
	Кустарничково-сфагновый	Кустарничково-сфагновая	0.3—0.4	IV—V	8 кч.-сф. 1 кч.-зм. 1 ос.-сф.	8 кч.-сф. 1 кч.-зм. 1 ос.-сф.

Буквенные индексы синузий: мт.-осч. — мелкотравно-осочковая; хв.-осч. — хвощово-осочковая; осч.-зм. — осочково-зеленомошная; мт.-зм. — мелкотравно-зеленомошная; бр.-мт.-зм. — бруснично-мелкотравно-зеленомошная; бр.-зм. — бруснично-зеленомошная; хв.-зм. — хвощово-зеленомошная; кч.-зм. — кустарничково-зеленомошная; баг.-зм. — багульниково-зеленомошная; кч.-сф.-зм. — кустарничково-сфагново-зеленомошная; вейн.-сф. — вейниково-сфагновая; рз.-сф. — разнотравно-сфагновая; мт.-сф. — мелкотравно-сфагновая; хв.-сф. — хвощово-сфагновая; ос.-сф. — осоково-сфагновая; кч.-сф. — кустарничково-сфагновая.

фитоценоза, как индикатор соответствия условий произрастания экологическим потребностям эдификатора. Он, в частности, считает, что усложнение синузиальной структуры нижних ярусов свидетельствует об ослаблении эдификаторной роли строителя сообщества, о начале распада фитоценоза. И напротив, в условиях своего экологического оптимума эдификатор оказывает сильное угнетающее влияние на подчиненные ярусы, в связи с чем сообщества, формирующиеся в подобных условиях обитания, являются упрощенными, малосинузиальными. Однако в крайне неблагоприятных условиях обитания могут встречаться и вторично упрощенные фитоценозы, в которых происходит выпадение отдельных синузий.

Попытаемся приложить эти выводы к нашим материалам. Наиболее высокие таксационные показатели кедр как эдификатор имеет в составе ассоциаций осочкового и гилокомиевого циклов. Последние формируются на зональных почвах, приурочены к плакорным местообитаниям и имеют несложную синузиальную структуру напочвенного покрова. Выше было отмечено, что осочковые типы совершенно не характерны для кедровой формации. Наиболее типичными и широко распространенными являются ассоциации бруснично-мелкотравно-зеленомошная и бруснично-зеленомошная. Можно полагать, что указанные ассоциации определяют экологический оптимум кедровой формации. Кедровые леса с бруснично-зеленомошным напочвенным покровом рассматриваются как центральные типы леса для зауральской части Западной Сибири (Сторожева, 1964), юга Средней Сибири (Попов, 1967; Кремер и Крауклис, 1970), Читинской области (Новосельцева, Уткин, 1963), Бурятии (Смирнов, 1961). Заболоченные сфагновые кедровники формируются за пределами экологического оптимума эдификатора, о чем свидетельствуют и низкие таксационные показатели древесного яруса, и пестрота напочвенного покрова. Ко вторично упрощенным можно причислить багульниково-зеленомошные кедровники, формирующиеся на многолетнемерзлых торфяниках.

Ознакомимся с видовым составом синузий (табл. 2). Все виды, кроме осочки (*Carex macroura*), по своей экологии относятся к темнохвойно-лесной и торфяно-болотной группам (Ильинская, 1963), нетребовательны к почвам, тенелюбивы или теневыносливы, большинство их способно к сапрофитному питанию. Широко распространена брусника, свидетельствующая о бедности лесных почв (Ильинская, 1963), и лесной хвощ (*Equisetum silvaticum* L.) — индикатор высокой кислотности зональных почв (Быков, 1960). И только осочка чужда фитоклимату тайги; она засухоустойчива и светолюбива. Т. Н. Буторина (1963) отмечает ее высокую фитоценотическую обособленность, а С. А. Ильинская (1963) относит осочку к светлохвойно-лесной группе видов, связывая ее доминирование в лесах Тувы с остепнением. В пределах Томской области этот вид не встречается севернее 59° с. ш., чем и обусловлена приуроченность осочковых кедровников к южным районам области.

Как следует из табл. 2, разные синузии характеризуются неодинаковой видовой насыщенностью. Наибольшее видовое разнообразие имеют синузии гилокомиевого ряда. У синузий сфагнового ряда относительно бедный видовой состав. Синузии осочкового ряда имеют наименьшее число составляющих их видов. Под пологом темнохвойных пород осочка обладает высокой конкурентной способностью и образует мощную дерновину, в которой выживает ограниченное число видов, в частности *Oxalis acetosella* L. В моховом ярусе при переходе от незаболоченных типов леса к заболоченным падает удельный вес *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. и возрастает покрытие *Pleurozium schreberi*, достигая максимума в багульниково-зеленомошной синузии. Кустарничково-сфагново-зеленомошная синузия знаменует перелом в экологическом ряду; далее доминирование переходит к сфагнам.

В табл. 3 определена константность отдельных синузий в разных ассоциациях. В ней наглядно иллюстрируется способность синузий «уходить» за пределы одноименных ассоциаций, где они имеют оптимум своего развития, являются ценозообразующими, и их константность равна 100%.

ТАБ

Ботаническая характеристика синузий

Виды	Осочковый ряд			Вейниковый ряд		Гилокомиевый ряд							
	сину												
	осочковая	мелкотравно-осочковая	хвощово-осочковая	мелкотравно-вейниковая		мелкотравно-зеленомошная		бруснично-мелкотравно-зеленомошная		бруснично-зеленомошная		хвощово-зеленомошная	
	подзоны												
	юж.	юж.	юж.	ср.	юж.	ср.	юж.	ср.	юж.	ср.	юж.	ср.	юж.
	Обилие												
Carex macroura	cop.3	cop.2	cop.2										
Calamagrostis obtusata			sp.	cop.2	cop.2								sol.
Oxalis acetosella	sol.	cop.1	sp.	cop.2	cop.1	cop.1	cop.2	cop.1	cop.1		sp.	cop.1	cop.1
Majanthemum bifolium				sp.		cop.1	cop.1	cop.2	cop.1	cop.1	cop.1	cop.1	cop.1
Trientalis europaea						cop.1	sp.	cop.1	cop.1	cop.1	cop.1	cop.1	sp.
Dryopteris pulchella						cop.1	cop.1					sp.	sp.
Linnaea borealis						cop.2	cop.2	cop.2	cop.2	cop.2	cop.1	cop.2	cop.2
Rubus arcticus						sp.	cop.1				sp.		
Vaccinium vitis-idaea								cop.1	cop.1	cop.2	cop.2	cop.1	cop.1
Equisetum pratense		sp.	cop.1					sol.	sol.				cop.1
E. silvaticum		sol.				sol.	sol.	sp.	sp.	sol.	sol.	cop.2	cop.2
Carex globularis												sp.	sol.
Lycopodium annotinum												sp.	sp.
Vaccinium myrtillus													
Ledum palustre													
Chamaedaphne calyculata													
Calamagrostis langsdorffii													
Comarum palustre													
Calla palustris													
Menyanthes trifoliata													
Rubus humulifolius													
Stellaria bungeana		sp.			sp.								
Carex laevirostris													
Veratrum lobelianum													
	Покры												
Hylocomium splendens	10	20		38	20	88	84	84	83	70	71	70	70
Pleurozium schreberi	4					16	11	10	14	19	26		8
Polytrichum commune								5		10		17	
Sphagnum angustifolium													
Sph. girgensohnii													
Sph. squrrosum													
Sph. centrale													
Sph. magellanicum													

Примечание. Названия цветковых растений даны по «Флоре СССР»; подзоны тайги: ср. —

Многие синузии обладают широким экоценотическим ареалом.[1] К ним относятся большинство синузий гилокомиевого ряда и некоторые сфагновые (мелкотравно-сфагновая, хвощово-сфагновая, кустарничково-сфагновая). Некоторые синузии, напротив, имеют узкую экоценотическую амплитуду. Так, синузии осочкового ряда и мелкотравно-вейниковые не выходят за пределы зеленомошной подгруппы ассоциаций, а разнотравно-сфагновая, вейниково-сфагновая и осоково-сфагновая ограничены рамками сфагновой подгруппы ассоциаций.

Мелкотравно-вейниковая синузия связана с прогалинами; она образуется при осветлении поверхности почвы в результате естественного выпада древостоя. Синузии гилокомиевого ряда за пределами «своих» ассоциаций приурочены к валежнику; этим и объясняется их широкий экоценотический ареал. Хвощово-сфагновые и кустарничково-сфагновые синузии, вкрапленные в зеленомошные типы фитоценозов, располагаются по микрозападинам; они индицируют начальные стадии заболачивания, первые признаки которого проявляются уже в бруснично-зеленомошной ассоциа-

[1] Под экоценотическим ареалом мы подразумеваем совокупность ассоциаций, в которых встречается данная синузия.

ЛИЦА 2

основных ассоциаций кедровой формации

Плеурозиевый ряд					Сфагновый ряд											
зии																
кустарничково-зеленомошная		багульниково-зеленомошная		кустарничково-сфагново-зеленомошная	разнотравно-сфагновая		вейниково-сфагновая		мелкотравно-сфагновая		хвощово-сфагновая		осоково-сфагновая		кустарничково-сфагновая	
тайги																
ср.	юж.	ср.	юж.	ср.	ср.	юж.	ср.	юж.	ср.	юж.	ср.	юж.	ср.	юж.	ср.	юж.
по Друде																
										sp.						
sp.										sp.	sp.					
cop.2	cop2.			cop.1					cop.1	sp.						
									sp.	sp.						
cop.2	cop1.	cop.1	cop.1	cop.1					sol.				sol.		cop.1	cop.1
				cop.1			sp.	sp.			cop.2	cop.3	sp.	sp.	sol.	sol.
				cop.1			sp.	sp.	sp.	sp.	cop.1	cop.1	cop.3	cop.3	cop.1	cop.1
sp.	sp.			sp.												cop.1
cop.1	cop.1	cop.2	cop.2	cop.1											cop.1	cop.1
		sp.	sp.												cop.1	sp.
					cop.1		cop.2	cop.3								
					sp.	sp.										
					sol.	cop.1										
					cop.2											
										cop.1	sp.	sp.		sp.		
						cop.1										
						sp.										
тие (в %)																
32	32	27	30	10												
43	45	47	40	32												
7				15					12		6		6		10	
				20			40	34			24	30	70	68	20	12
					22	22	50	52	65	60	60	60	26	25	45	50
					10	62										
										28						26
																17

средняя, юж.—южная.

ции, имеющей сфагновые вкрапления. Константность последних здесь еще невелика, но по мере заболачивания возрастает.

Фитоценотическая роль разных синузий различна не только в количественном отношении (по колебаниям их константности), но и качественно. Так, некоторые синузии существуют лишь в качестве примесей в различных типах фитоценозов и не становятся ценозообразующими в пределах кедровой формации. К ним относятся синузии мелкотравно-вейниковая, осочково-зеленомошная, разнотравно-сфагновая и мелкотравно-сфагновая.

В заключение кратко рассмотрим наши данные в связи с подзональным расчленением территории области. Сравним формулы синузиальной структуры напочвенного покрова одноименных ассоциаций кедровников двух подзон тайги. Такое сопоставление показывает, что кедровые леса подзон средней и южной тайги по синузиальному сложению существенно не различаются; очень близки (а большей частью и совпадают) наборы и количественное участие синузий. Не различается существенно и ботаническая характеристика ценозообразующих синузий. При одинаковой фитоценотической роли синузий видовой состав и обилие отдельных видов, слагающих одноименные структурные единицы напочвенного покрова кедровников подзон средней и южной тайги, сходны или незначительно различаются.

ТАБЛИЦА 3

Константность синузий в ассоциациях, %

Синузии	Ассоциации												
	мелкотравно-осочковая	хвощово-осочковая	мелкотравно-зеленомошная	бруснично-мелкотравно-зеленомошная	бруснично-зеленомошная	хвощово-зеленомошная	кустарничково-зеленомошная	багульниково-зеленомошная	кустарничково-сфагново-зеленомошная	вейниково-сфагновая	хвощово-сфагновая	осоково-сфагновая	кустарничково-сфагновая
Мелкотравно-осочковая . .	100	—	5	15	6	—	—	—	—	—	—	—	—
Хвощово-осочковая	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мелкотравно-вейниковая	—	—	26	11	—	7	—	—	—	—	—	—	—
Осочково-зеленомошная . .	100	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—
Мелкотравно-зеленомошная	—	100	100	—	6	7	11	—	—	63	24	22	—
Бруснично - мелкотравно-зеленомошная	—	—	—	100	—	4	11	11	—	—	10	2	—
Бруснично-зеленомошная	—	—	—	19	100	51	—	22	48	—	58	13	12
Хвощово-зеленомошная . .	—	—	5	63	—	100	—	—	—	—	—	—	—
Кустарничково-зеленомошная	—	—	—	3	—	14	100	—	—	25	14	60	53
Багульниково - зеленомошная	—	—	—	—	—	—	11	100	61	—	—	22	—
Кустарничково - сфагново-зеленомошная	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—
Разнотравно-сфагновая . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	68	2	—	12
Вейниково-сфагновая . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	64	5	4
Мелкотравно-сфагновая . .	—	—	—	—	3	—	—	—	—	53	12	2	—
Хвощово-сфагновая	—	—	—	—	3	11	11	—	14	15	100	—	8
Осоково-сфагновая.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	100	59
Кустарничково-сфагновая	—	—	—	—	6	3	—	19	—	—	16	25	100

В заключение хочу выразить благодарность проф. Л. В. Шумиловой, под руководством которой выполнена эта работа.

ЛИТЕРАТУРА

Буторина Т. Н. (1963). Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций. В кн.: Типы лесов Сибири. — Быков Б. А. (1960). Доминанты растительного покрова Советского Союза, 1. — Городков Б. Н. (1916). Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. Ежегодн. Тобольск. музея, 27. — Елизарьева М. Ф. (1961). К изучению растительности междуречья Чулыма—Кети. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., XX, 1. — Елизарьева М. Ф. (1962). Заметки о кедровых лесах Томской области. Тр. Томск. обл. краеведч. музея, IV, 2. — Ильинская С. А. (1963). Изучение синузиальной структуры лесных сообществ. В кн.: Типы лесов Сибири. — Кремер Л. К., А. А. Крауклис. (1970). Температура воздуха и почвы в некоторых таежных фациях Приангарья.В сб.: Топологические особенности тепла, влаги, вещества в геосистемах. — Крылов Г. В. (1958). Направление улучшения использования лесных ресурсов и ведения лесного хозяйства Западной Сибири в зонально-типологическом разрезе. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. — Новосельцева И. Ф., А. И. Уткин. (1963). Типы кедровых лесов юго-западной части Читинской области. В кн.: Типы лесов Сибири. — Попов Л. В. (1967). Динамика южнотаежных лесов Средней Сибири. — Смирнов А. В. (1961). Кедровые леса юго-западной части Бурятской АССР и возобновление в них. Тр. Бурятск. комплексн. н.-и. инст., IV, сер. биол.-почв. — Сочава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. В кн.: Растительный покров СССР, 1. — Сочава В. Б., Т. И. Исаченко, А. Н. Лукичева. (1953). Общие черты географического распространения лесной растительности Западно-Сибирской низменности. Изв. ВГО, LXXXV, 2. — Сторожева М. М. (1964). Геоботаническая характеристика кедровых лесов Ивдельского Урала. В кн.: Природа и лесная растительность северной части Свердловской области. — Сукачев В. Н. (1954). Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. Вопросы ботаники, 1. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири. — Ярошенко П. Д. (1958). К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Бот. ж., 43, 3. — Ярошенко П. Д. (1960). Горизонтальное расчленение растительных сообществ. Вопросы ботаники, 3.

Томский государственный университет. (Получено 10 V 1972).

УДК 91 : 581.15 : 581.543 : 582.734

В. К. Терлецкий

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РИТМИКИ РАЗВИТИЯ КИЗИЛЬНИКОВ *COTONEASTER* MEDIC.

V. K. TERLETSKY. THE GEOGRAPHIC VARIABILITY IN DEVELOPMENTAL RHYTHMS OF *COTONEASTER* MEDIC.

Изложены результаты анализа фенологических наблюдений за 23 видами кизильников, расположенными на различных широтах от Мурманской области до Средней Азии. Установлена четкая зависимость продолжительности вегетационного периода от широтной изменчивости суммы положительных температур воздуха выше +5° С. При изучении широтной изменчивости отдельных фаз отмечено неодинаковое их сокращение в северных пунктах наблюдения. На основании этого выделено два типа основного акклиматизационного запаса при интродукции: резкое сокращение периода плодообразования или сокращение периода внутрипочечного развития.

При изучении кизильников (*Cotoneaster* Medic.) было обращено внимание на изменения фаз их развития в различных широтах. Подобные явления отмечались раньше у других растений (Milan, 1959; Ворошилов, 1960; Шнелле, 1961; Шиманюк, 1964; Шульц, 1967, 1970, и др.). У кизильников географическая изменчивость основных фаз развития протекает весьма своеобразно.

Основные наблюдения за сезонным развитием кизильников проведены нами в 1968—1971 гг. в дендропарке Сторожинецкого лесотехникума

Черновицкой области (предгорье Карпат). Здесь собрано 52 плодоносящих вида и формы этого рода. Одновременно использованы фенологические наблюдения за этот же период в ряде ботанических садов (Кировский Полярно-альпийский ботанический сад, Ботанический сад Ботанического института АН СССР в Ленинграде и Ботанический сад Лесотехнической академии им. Кирова, Киевский ботанический сад АН УССР, Кишиневский ботанический сад АН МССР, Ботанический сад Одесского универси-

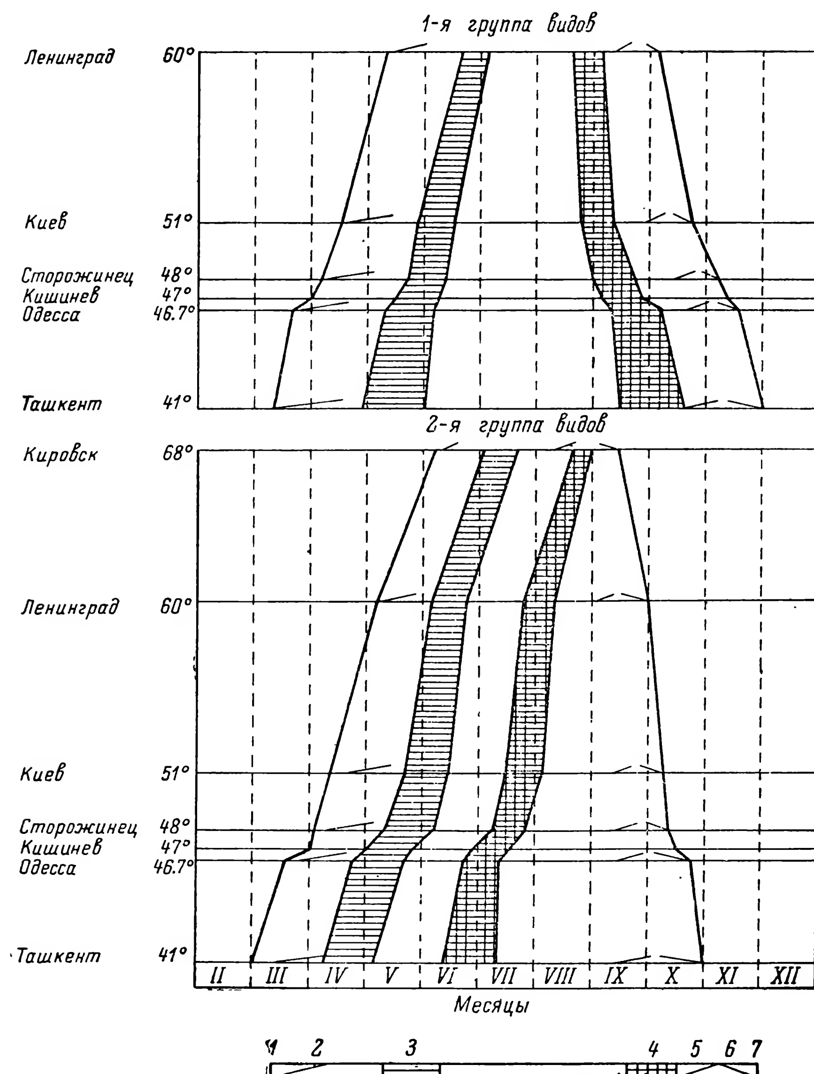


Рис. 1. Широтная изменчивость основных фаз развития 23 видов кизильников

Основные фазы развития: *1* — начало вегетации; *2* — период полного облиствления; *3* — цветение; *4* — созревание плодов; *5* — осенняя окраска листьев; *6* — осенний листопад; *7* — конец вегетации

тета и Ташкентский ботанический сад АН УзССР). Всего обработано 531 наблюдение за 116 видами и формами, из которых получены средние показатели для 84 видов, оказавшиеся наиболее достоверными. В это число вошли представители обеих секций *Chaenopetalum* Koehne и *Orthopetalum* Koehne. Видовой состав всех исследованных кизильников проверен автором непосредственно в каждом из перечисленных ботанических садов в натуре. Фазы развития обозначались по А. А. Шиголеву и А. П. Шиманюку (1962). Учитывались только основные фазы развития кизильников: начало и конец вегетации, период полного облиствления, цветение, созре-

вание плодов, осенняя окраска листьев и листопад. В связи с незначительным числом видов кизильников в Кировском ботаническом саду (*C. cinnabarina* Juz., *C. xantoninae*×*C. antoninae* Juz.) и неустановленной их видовой принадлежностью (Flink, Hylmö, 1962) эти виды сравнивались с родственными им видами: *C. integerrima* Medic. и *C. melanocarpa* Lodd. На основе фенологических наблюдений в ряде указанных пунктов составлены характеристики широтной изменчивости развития 23 видов кизильников. Для выявления наиболее общих закономерностей широтной изменчивости развития эти показатели феноспектра, установленные по средним данным, перенесены на сетку географических широт (рис. 1). Одновременно на такую же сетку нанесены климатические показатели пунктов наблюдения (Алисов, Полтораус, 1962; Хромов, 1964; Справочник по климату СССР, 1966—1967): сумма годовых положительных температур выше +5° С, сумма дней в году с температурой выше +5° С, среднегодовая температура воздуха и годовая суммарная солнечная радиация (рис. 2). При сопоставлении кривых изменчивости подтвердились основные положения биоклиматического закона Хопкинса (Hopkins, 1938), т. е. общие тенденции этих явлений совпадают. Особенно близко к широтной изменчивости развития кизильников подходит кривая сумм годовых положительных температур выше +5° С. Однако полного совпадения этих кривых не получено, что объясняется комплексным влиянием на растения всех природно-климатических факторов пунктов наблюдения.

Одновременно с выяснением общих закономерностей географической изменчивости развития кизильников получены вариации основных фаз этого процесса. Длительность вегетационного периода для всех пунктов наблюдения почти полностью совпадает с соответственной годовой суммой температур выше +5° С. Из этого следует, что вегетация кизильников зависит именно от периода с температурами выше +5° С, а не от других факторов. За вегетационный период у кизильников северных широт сумма положительных суточных температур в 4.5 раза меньше, чем на широте Ташкента. Продолжительность вегетационного периода сокращается по мере продвижения на север с 245—265 дней в Ташкенте до 101 дня в Кировске, т. е. в 2.5 раза. Такое резкое сокращение вегетационного периода выдерживают лишь некоторые кизильники *C. cinnabarina* Juz. и *C. xantoninae*× *C. antoninae* Juz. — эндемы Заполярья. Для большинства же видов предельным является сокращение вегетации до 147 дней на широте Ленинграда. Однако и здесь эти кизильники нельзя назвать полностью акклиматизированными: они подмерзают в суровые зимы, не успевают завершить развитие до начала отрицательных температур, дают семенной материал низкого качества. При сравнении кривых вегетации видно, что начало ее варьирует в 1.5—2.0 раза сильнее, чем конец (рис. 1). Исследование кизильников дендропарка Сторожинецкого лесотехникума дает основание считать, что состояние вынужденного покоя у многих видов легко прерывается при наступлении периода положительных среднесуточных температур. Окончание вегетации в северных широтах у кизильников максимально сокращается.

Резкое сокращение вегетационного периода кизильников при продвижении на север происходит за счет изменения отдельных фаз развития. Нами уже отмечалась общая тенденция всех фаз развития к сокращению в северных широтах. Однако при детальном анализе основных фаз развития (рис. 1) ясно различаются два направления в широтной изменчивости: одни фазы развития значительно сокращаются в северных широтах, а другие остаются почти без изменений. Такая двойственность географической изменчивости развития кизильников дает основание выделить в вегетационном периоде фазы основного акклиматизационного запаса. Эти фазы являются основным резервом растений при изменении вегетационного периода в новых условиях. Так, к северу резко сокращается фаза полного облиствления кизильников, которая на широте Ташкента длится 31—35 дней, а на широте Кировска 10—12 дней (в Ленинграде только до 21 дня). Однако раннее облиствление кизильников на севере незначительно влияет на общее сокращение вегетации. Это происходит потому, что дли-

ность периода от начала вегетации до начала цветения у кизильников на всех географических широтах остается почти неизменной. За это время растения на разных широтах успевают получить довольно близкую сумму солнечной радиации (Кировск — Q=21 ккал/см², Ленинград — Q=25 ккал/см², Киев — Q=27 ккал/см², Сторожинец — Q=26.4 ккал/см², Кишинев — Q=27.9 ккал/см², Одесса — Q=28.2 ккал/см², Ташкент — Q=29.3 ккал/см²). Очевидно, этот показатель климатических особенностей местности является главной причиной относительно постоянного периода до начала цветения кизильников на всех широтах. С другой стороны, сама

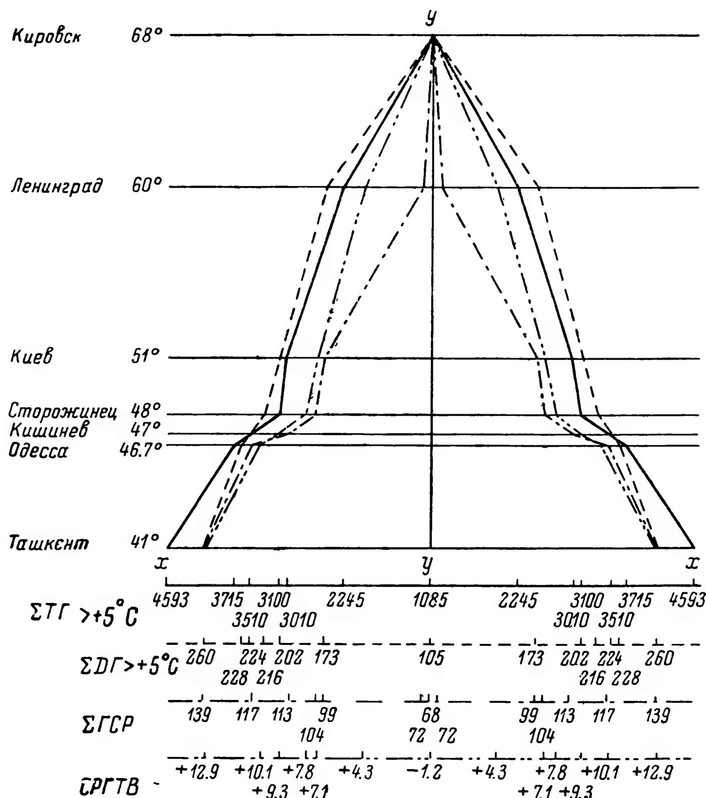


Рис. 2. Широтная изменчивость климатических показателей

ΣТГ > +5° С — годовая сумма температур выше 5°; ΣДГ > +5° С — годовая сумма дней с температурой выше 5°; ΣГСР — сумма годовой солнечной радиации; СРГТВ — средняя годовая температура воздуха.

фаза цветения (период от начала цветения до его окончания) продолжает значительно сокращаться по мере продвижения на север.

Широтная изменчивость фазы созревания плодов у кизильников различна и обнаруживает две противоположные тенденции (рис. 1). Для одних кизильников характерно резкое ускорение сроков плодообразования в северных широтах, в результате чего кривая созревания плодов имеет уклон, противоположный кривым начала вегетации и цветения. У других видов период плодообразования мало изменяется на всех широтах, и потому кривая созревания плодов повторяет характерные изгибы кривых начала вегетации или цветения. Именно эти противоположные тенденции широтной изменчивости плодообразования и стали причиной разделения широтного феноспектра кизильников на две группы. В 1-ю группу видов с резким сокращением периода плодообразования попали кизильники из секции *Orthopetalum* Koehne преимущественно южного, китайско-тибетского происхождения. Для этих видов период между цветением и созреванием плодов (период плодообразования) является основным акклиматизационным запасом, который определяет возможность сокращения вегетацион-

ного периода в новых климатических условиях. В нашем случае кизильники только за счет сокращения периода плодообразования «экономят» до 65 дней (!) для своевременного окончания развития. Такое сравнительно быстрое созревание плодов в северных широтах является вынужденным процессом. Оно связано с осенним понижением температур ниже +10° С. Кривая изменчивости созревания плодов кизильников 1-й группы довольно точно соответствует срокам этого климатического показателя во всех пунктах наблюдений (рис. 3).

Во 2-ю группу видов с относительно стабильным периодом плодообразования вошли кизильники из секции *Chaenopetalum* Koehne среднеазиатского и кавказского происхождения, а также некоторые виды из секции *Orthopetalum* Koehne северного происхождения — *C. cinnabarina* Juz., *C. integerrima* Medic., *C. xantoninae*×*C. antoninae* Juz., *C. melanocarpa* Lodd., *C. lucida* Schlecht. У всех этих кизильников от Ташкента до Кировска длительность периода плодообразования изменилась в среднем только на 10 дней, т. е. в 1.2 раза.

При анализе видов 2-й группы нельзя забывать, что указанные кизильники из секции *Chaenopetalum* интродуцированы и акклиматизированы в северных районах, а виды из секции *Orthopetalum*, наоборот, из северных в южные. Значит у этих видов плодообразование не послужило основным запасом акклиматизации, как это произошло у кизильников 1-й группы. Скорее наоборот, виды 2-й группы завершали развитие плодов при явно различных для всех широт температурных показателях. Но у этих различных по развитию и происхождению видов наблюдалось значительное постоянство периода плодообразования. При попытке объяснить столь странное на первый взгляд явление изменчивости развития кизильников нами было обращено внимание на период после созревания плодов до окончания вегетации. Заметных на глаз фенологических изменений у кизильников не обнаружено (сейчас мы не касаемся фаз осенней окраски листьев и листопада). Однако на рис. 1 ясно видно, что именно в этот период происходит основное сокращение периода вегетации у кизильников 2-й группы. Поэтому было проведено более детальное изучение сезонного эмбрионального развития кизильников в дендропарке Сторожинецкого лесотехникума. Оказалось, что виды 2-й группы завершают рост вегетативных побегов до полного созревания плодов, в то время как у остальных кизильников заметный рост продолжается до наступления отрицательных температур. Одновременно с окончанием роста побегов у кизильников 2-й группы происходит формирование почек. При анализе внутрипочечного развития по методике Ф. М. Куперман (1961) выяснилось, что эти виды до окончания вегетационного периода успевают полностью завершить развитие генеративных органов следующего года и их почки зимуют на 5—6-м этапе органогенеза. Кизильники же 1-й группы успевают до листопада завершить только 1—3-й этапы органогенеза генеративных почек. В условиях дендропарка Сторожинецкого лесотехникума у кизильников 2-й группы в благоприятные годы в конце лета часто бывает повторное цветение, чего никогда не наблюдалось у других видов. К сожалению, в наблюдениях в других ботанических садах повторное цветение не от-

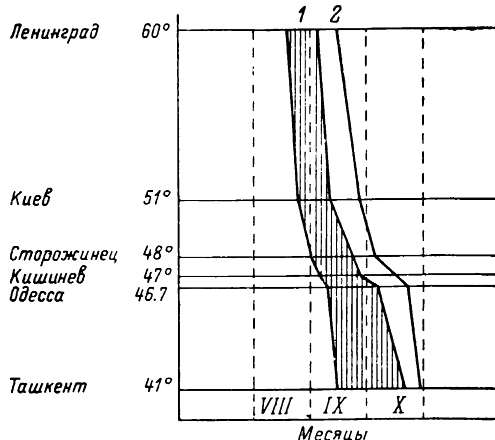


Рис. 3. Корреляция изменчивости фазы созревания плодов и падения среднесуточных температур ниже +10° С для кизильников 1-й группы

1 — широтная изменчивость фазы созревания плодов; *2* — широтная изменчивость осеннего падения среднесуточных температур

мечалось, что лишает нас возможности анализировать это интересное явление.

По динамике формирования цветочных зачатков кизильники 2-й группы относятся к растениям, которые завершают развитие генеративных почек в предшествующий цветению год (1-я группа, по Булыгину, 1965). Именно этот скрытый период развития почек так значительно варьирует в различных географических широтах. На рис. 1 видно, что у заполярных кизильников он опережает даже созревание плодов, а на широте Ташкента длится до двух и более месяцев. Именно этот период и является для кизильников 2-й группы основным акклиматизационным запасом, за счет которого растения выдерживают значительные изменения вегетационного периода в новых условиях.

Фазы осенней окраски листьев и листопада продолжают общую тенденцию сокращения вегетации в северных широтах; однако количественное значение такого сокращения не столь велико, чтобы резко повлиять на изменение вегетационного периода. Интересная особенность отмечена у кизильников Заполярья *C. cinnabarina* Juz. и *C. xantoninae*×*C. antoninae* Juz. в фазе осенней окраски листьев, которая у них предшествует созреванию плодов. Это свидетельствует о значительной лабильности и приспособляемости организма растения.

Выводы

1. Вегетационный период кизильников значительно изменяется на разных географических широтах, при этом ясно выражено общее для всех видов сокращение длительности вегетации в 1.5—2.5 раза в северных широтах.

2. Сокращение вегетационного периода в северных широтах находится в тесной зависимости от изменчивости климатических показателей, в первую очередь от изменения суммы годовых положительных температур выше +5° С.

3. В период вегетации кизильников на севере сумма положительных температур в 4.5 раза меньше, чем у этих же видов в более южных условиях; однако, несмотря на такую разницу, акклиматизированные виды успевают своевременно завершить развитие и подготовиться к зиме.

4. Сокращению вегетации в северных широтах соответствует изменение всех основных фаз развития кизильников. Однако одни фазы (облиствление, продолжительность цветения, созревание плодов, осенняя окраска листьев и листопад) сокращаются незначительно — до 2—3 раз, а другие фазы (период от начала вегетации до начала цветения, и частично — у видов 2-й группы — период до начала созревания плодов) существенно не меняются (сокращение в 1.2—1.3 раза).

5. Выделены 2 группы видов: в 1-ю группу входят кизильники из секции *Orthopetalum* Koehne преимущественно китайско-тибетского происхождения, для которых основным акклиматизационным запасом является резкое сокращение периода плодообразования; во 2-ю группу входят виды из секции *Chaenopetalum* Koehne среднеазиатского и кавказского происхождения, а также некоторые виды из секции *Orthopetalum* Koehne северного происхождения; для них основным акклиматизационным запасом является значительное сокращение эмбрионального (внутрипочечного) развития.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П., Б. В. Полтораус. (1962). Климатология. — Булыгин Н. Е. (1965). Динамика формирования цветочных зачатков у древесных растений в Ленинграде. — Ворошилов В. Н. (1960). Ритм развития у растений. — Куперман Ф. М. (1961). Теория индивидуального развития и пути управления естественным организмом. — Справочник по климату СССР. (1966—1967). 2, 3, 10, 11, 19, ч. I—II. — Филиппова Л. М. (1967). Изучение фенологии местных растений, создание питомника местных растений Мурманской области. — Хромов С. П. (1964). Метеорология и климатология. — Шиголев А. А., А. П. Шиманюк. (1962). Изучение сезонных явлений. — Шиманюк А. П. (1964). Биология древесных и кустарниковых пород СССР. — Шнелле Ф. (1961). Фенология растений. — Шульц Г. Э. (1967). Интразональные фенологические

параллели. Бот. ж., 52, 8. — Шульц Г. Э. (1970). Экстразональные фенологические параллели. Бот. ж., 55, 9. — Flink K., B. Hylmö. (1962). On two recently described species of *Cotoneaster* in Northwestern Europe. Bot. Notis., 115, 3. — Hopkhis A. D. (1938). Bioclimatics. — McMillan B. (1959). The rate of ecotypic variation. Ecol. monographs, 29, 4.

Черновицкая обл., г. Сторожинец. (Получено 20 VII 1972).

УДК 576.312.32/.38 : 511.1+582 : 001.4] 58 (571.1/.5)+5-012

П. Г. Жукова, В. В. Петровский и Т. В. Плиева ✓

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ТАКСОНОМИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY AND T. V. PLIEVA.
THE CHROMOSOME NUMBERS AND TAXONOMY OF SOME PLANT SPECIES FROM SIBERIA AND FAR EAST

Излагаются результаты изучения хромосомных чисел у 191 вида растений из разных районов Северной Азии. Публикуются впервые данные о хромосомных числах 22 видов: *Deschampsia komarovii* — 2n=42, *Pucciphippsia czukczorum* — 2n=22, *Carex rigidioides* — 2n=62, *Salix berberifolia* ssp. *fimbriata* — 2n=38, *S. tschuktschorum* — 2n=114, *Arenaria formosa* — 2n=44, *Silene paucifolia* — 2n=24, *Lychnis ajanensis* — 2n=24, *Gastrolychnis violascens* — 2n=24, *Papaver nivale* — 2n=28, *Thlaspi cochleariforme* — 2n=56, *Draba micropetala* — 2n=32, *Braya pilosa* — 2n=28, *B. siliquosa* — 2n=42, *Saxifraga sibirica* — 2n=26, *Dryas incanescens* — 2n=18, *Androsace incana* — 2n=20, *Pyrola incarnata* — 2n=46, *Swertia stenopetala* — 2n=14, *Antennaria compacta* — 2n>60, *Erigeron alascanus* — 2n=18, *Taraxacum kamtchaticum* — 2n=32. Приводятся новые хромосомные числа для целого ряда видов. Обсуждается таксономический ранг некоторых кариологических рас, обнаруженных у отдельных видов. Рассматриваются случаи кариологической дифференциации внутри некоторых таксонов.

Планомерное кариологическое и кариосистематическое изучение видов арктической флоры, проводящееся в течение нескольких лет в Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), неразрывно связано с аналогичным исследованием флор или отдельных систематических групп в районах, прилегающих к Арктической области, а также на территориях, имеющих ясно выраженные флористические связи с Арктикой и Субарктикой. Этим объясняется широкий географический диапазон привлекаемого к исследованиям материала. Наряду с регулярным и обильным сбором материалов непосредственно в природе в арктических районах авторами статьи в разное время был собран и исследован материал по хромосомным числам растений из разных районов Сибири и Дальнего Востока. Некоторая часть результатов этих исследований приводится в настоящей публикации.

Поскольку значительная часть полученных данных относится к флорам определенных территорий, мы сочли более удобным представить эти данные в трех таблицах, и соответственно ведется обсуждение полученных результатов. Гербарные образцы с соответствующей нумерацией хранятся в Гербарии БИНа, постоянные препараты — в Лаборатории Крайнего Севера БИНа. Фиксация и обработка материала проводилась по методике, ранее нами описанной (Жукова, 1966, 1968).

В летний сезон 1971 г. одним из авторов (В. В. Петровский) были продолжены сборы материала для кариологического изучения некоторых видов растений о. Врангеля. Эти сборы проводились для получения данных о хромосомных числах абсолютного большинства видов флоры острова, а также для того, чтобы уяснить кариологические ситуации в ряде таксономических групп; в связи с этим было выполнено большое количество фиксаций и собраны семена многочисленных представителей родов *Stellaria*, *Melandrium*, *Papaver*, *Draba* и *Taraxacum*. В настоящее время авторы располагают данными о хромосомных числах и других кариологи-

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом у исследованных видов с о. Врангеля

Вид растения и номер образца	2n	Место сбора образца
Alopecurus alpinus Sm. 71-44	Около 120	Бухта Сомнительная
**Deschampsia komarovii* V. Vasil. 71-234 [1]	42	Р. Неизвестная
Poa abbreviata R. Br. 71-364	42	Бухта Сомнительная
P. glauca Vahl 71-42	56	Там же
71-365	56	» »
P. pseudoabbreviata Roshev. 71-08	14	Бухта Роджерс
Arctophila fulva (Trin.) Rupr. 71-232	42	Р. Неизвестная
Puccinellia colpodioides Tzvel. 71-363	14	Бухта Сомнительная
Festuca hyperborea Holmen 71-359	28	Там же
F. rubra L. 71-360	42	» »
F. vivipara L. 71-370	Около 56	» »
Eriophorum callitrix Cham. 71-378	60	» »
Carex saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela 71-233	Около 52	Р. Неизвестная
Salix arctica Pall. 71-266	114	Там же
S. polaris Wahlenb. 71-03	114	Бухта Роджерс
S. reptans Rupr. 71-202	38	Бухта Сомнительная
Rumex arcticus Trautv. 71-46	>150	Там же
R. graminifolius Lamb. var. *subspathulata* (Trautv.) Tolm. 71-354	21	» »
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky 71-49	Около 46	» »
P. viviparum L. 71-48	Около 100	» »
Claytonia vassilievi Kuzen. 71-13	60	Бухта Роджерс
71-225	60	Р. Неизвестная
Stellaria ciliatosepala Trautv. 71-373	Около 80	Бухта Сомнительная
71-51	Около 80	Там же
71-209	>90	» »
71-210	104	» »
S. crassifolia Ehrh. 71-346	26	Р. Неизвестная
S. edwardsii R. Br. 71-352	>80	Бухта Сомнительная
71-53	100	Там же
S. peduncularis Bunge 71-50	78	» »
S. umbellata Turcz. 71-350	26	» »
Cerastium jenisejense Hult. 71-344	72	Р. Неизвестная
Minuartia rossii (R. Br.) Graebn. ssp. *rossii* 71-239	58	Там же
Honkenya peploides L. ssp. *diffusa* (Hornem.) Hult. 71-19	66	Бухта Сомнительная
Melandrium affine Vahl СГ-71-426 [2]	48	Там же
СГ-71-428	48	» »
СГ-71-429	48	» »
СГ-71-409	48	Р. Неизвестная
Caltha arctica R. Br. 71-15	32	Бухта Роджерс
Anemone richardsonii Hook. 71-224	14	Р. Неизвестная
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge 71-35	16	Бухта Сомнительная
Ranunculus sulphureus Soland. 71-372	Около 84	Там же
Papaver gorodkovii Tolm. et Petrovsky 71-29	42	» »
СГ-71-411	42	» »
С-71-1151	42	» »
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky 71-358	70	» »
70-233	70	Бухта Роджерс
P. pulvinatum Tolm. 70-246	28	Там же
71-11	28	» »
71-39	28	Бухта Сомнительная
71-349	28	Там же
70-200	28	» »

[1] Здесь и далее звездочкой отмечены виды, для которых хромосомные числа публикуются впервые.

[2] Образцы, у которых фиксировались проростки семян, имеют перед порядковым номером индекс С или СГ.

Вид растения и номер образца	2n	Место сбора образца
Descurainia sophioides (Fisch.) Schulz.		
СГ-71-419	14	Р. Неизвестная
**Braya pilosa* Hook. СГ-71-413	28	Там же
СГ-70-2002	28	Р. Хищников
71-22	28	Бухта Сомнительная
B. purpurascens (R. Br.) Bunge 71-21	56	Там же
71-24	56	» »
Cardamine digitata Richards. 71-38	28	» »
71-47	42	» »
71-228	42	Р. Неизвестная
Parrya nudicaulis (L.) Regel С-71-1141	28	Бухта Сомнительная
Draba alpina L. С-70-983	64	Р. Мамонтовая
D. arctogena E. Ekman СГ-71-454	48	Бухта Сомнительная
D. cinerea Adams СГ-71-453	48	Там же
D. lactea Adams СГ-71-456	32	» »
**D. micropetala* Hook. СГ-70-72	32	Бухта Роджерс
D. pseudopilosa Pohle СГ-71-457	48	Р. Неизвестная
Saxifraga cernua L. 71-361	62	Бухта Сомнительная
S. bronchialis L. ssp. *funstonii* (Small)		
Hult. 71-356	> 100	Там же
S. hyperborea R. Br. 71-06	26	Бухта Роджерс
71-16	26	Бухта Сомнительная
S. nelsoniana Don. 71-43	80	Там же
S. rivularis L. 71-17	≈48	» »
Chrysosplenium rosendahlii Packer	96	
71-217	96	Р. Неизвестная
Potentilla nivea L. 71-220	28	Там же
Astragalus richardsonii Scheldon		
С-71-1122	32	Бухта Сомнительная
Hippuris vulgaris L. 71-223	32	Р. Неизвестная
Eritrichium sericeum (Lehm.) DC.		
71-04	28	Бухта Роджерс
71-231	28	Р. Неизвестная
71-218	28	Там же
Senecio frigidus Kjellman 71-28	96	Бухта Сомнительная
65-230	Около 80	Там же
Nardosmia glacialis Ledeb. С-71-1142	60	» »
С-71-1144	60	» »

ческих характеристиках целого ряда таксонов, относящихся к этим родам, но таксономическое положение многих из них остается пока неясным и требует уточнения. Основная часть фиксаций была проведена в трех пунктах: на южном побережье — в районе бухты Сомнительной и бухты Роджерс, а также в центральной части острова — в верховьях р. Неизвестной. Авторы выражают глубокую благодарность Н. Н. Тараскиной и О. Д. Штейнберг, принимавшим участие в сборе материала.

Все результаты определений хромосомных чисел помещены в табл. 1.

Бóльшая часть данных, приводимых в табл. 1, — результат новых повторных определений хромосомных чисел, имевших целью выявление хромосомных рас в пределах отдельных видов. В большинстве случаев эти определения подтвердили стабильность хромосомных чисел у местных популяций растений, в частности у таких малоизученных видов, как *Puccinellia colpodioides*, *Claytonia vassilievii*, *Stellaria peduncularis*, *Saxifraga nelsoniana*, *Potentilla nivea*, *Eritrichium sericeum* s. l. Дополнительными определениями вновь подтверждено существование двух хромосомных рас (с 2n=28 и 2n=42) у *Cardamine digitata* (сравните — Жукова и Петровский, 1972). Устойчиво повторяется хромосомное число 2n=21 у местной расы *Rumex graminifolius*. Но у некоторых видов получены новые хромосомные числа. Так, у *Arctophila fulva* выявлена нормальная гексаплоидная раса (2n=42), а прежде у этого вида на острове было найдено 2n=63 (Жукова и Петровский, 1972). 2n=66 определено у *Honkenya peploides* ssp. *diffusa*, тогда как ранее у этого таксона найдено

ТАБЛИЦА 2

Числа хромосом у исследованных видов с Чукотки

Вид растения и номер образца	2n	Место сбора образца
Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev. 60-64Pl	26	Вост. Чукотка, пос. Энмелен
Arctophila fulva (Trin.) Anderss. 71-04C	42	Вост. Чукотка, оз. Сеутакан
Trisetum spicatum (L.) Richt. 69-45Pl	28	Чукотское море, о. Колючин
Pleuropogon sabinii R. Br. 71-117Pl	42	Хр. Искатень, 32-й км трассы
Poa eminens Presl 71-52A	62	Вост. Чукотка, пос. Инчоун
P. glauca Vahl 70-112Y	62	Вост. Чукотка, оз. Коолень
P. malacantha Kom. 70-76T	63	Р. Амгуэма, 115-й км трассы
**Pucciphippsia czukczorum* Tzvel. 71-44A	22	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
Puccinellia wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel. 71-65A	14	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
70-141Y	14	Вост. Чукотка, р. Утавеем
Festuca auriculata Drob. 65-278	14	Зап. Чукотка, пос. Валькумей
Carex ursina Dew. 70-149Y	64	Вост. Чукотка, оз. Коолень
Veratrum oxysepalum Turcz. 69-70K	80	Вост. Чукотки, пос. Чаплино
Salix arctica Pall. 71-63Pl	114	Хр. Искатень, 32-й км трассы
S. chamissonis Anderss. 71-15Pl	114	Там же
S. polaris Wahlenb. 71-26Pl	114	» »
71-44Pl	114	» »
71-64Pl	114	» »
**S. tschuktschorum* A. Skv. 71-118Pl	114	» »
S. krylovii E. Wolf 71-32C	38	Хр. Искатень, р. Канчалан
Betula exilis Sukacz. 70-37Pl	28	Вост. Чукотка, оз. Аччен
70-55T	28	Р. Амгуэма, 115-й км трассы
Polygonum tripterocarpum A. Gray 71-71Pl	40	Чукотское нагорье, пос. Иультин
Melandrium apetalum (L.) Fenzl 71-34Pl	24	Хр. Искатень, 32-й км трассы
71-57Pl	24	Там же
71-62A	24	Вост. Чукотка, пос. Уэлен
Caltha arctica R. Br. 70-24T	52	Р. Амгуэма, 115-й км трассы
Aconitum delphinifolium DC. ssp. *paradoxum* (Reichenb.) Hult. (=*A. paradoxum* Reichenb.) 69-11Pl	16	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
69-24Pl	16	Там же
A. d. ssp. *anadyrense* Worosch. (=*A. productum* Reichenb.) 70-09T	32	Р. Амгуэма, 115-й км трассы
71-62Pl	32	Хр. Искатень, 32-й км трассы
Delphinium chamissonis Pritz. ex Walp. 69-35Pl	16	Вост. Чукотка, оз. Иони
71-28A	16	Вост. Чукотка, зал. Лаврентия
Ranunculus affinis R. Br. 71-05Pl	32	Хр. Искатень, 32-й км трассы
R. nivalis L. 71-09Pl	48	Там же
R. pygmaeus Wahlenb. 71-10Pl	16	» »
R. turneri Greene 71-41A	28	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm. 71-05C	16	Зал. Креста, пос. Конергино
Thalictrum alpinum L. (71-32Pl	14	Хр. Искатень, 32-й км трассы
Dicentra peregrina (Rudolphi) Fedde 71-26C	16	Хр. Искатень, р. Канчалан
Papaver macounii Greene var. *discolor* Hult. 71-37Pl	28	Хр. Искатень, 32-й км трассы
71-114Pl	28	Там же
* *P. nivale* Tolm. 66-73	28	Анюйское нагорье, пос. Билибино
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky 66-105	70	Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннет
66-183	70	Чукотское нагорье, пос. Полярный
Cardamine hyperborea O. E. Schulz 71-79Pl	28	Пос. Иультин
C. pratensis L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz 71-49T	Около 100	Р. Амгуэма, 115-й км трассы

Вид растения и номер образца	2n	Место сбора образца
Parrya nudicaulis (L.) Regel 71-41Pl	28	Хр. Искатень, 32-й км трассы
71-93Pl	28	Там же
Draba nivalis Liljebl. 67-Cr-24 . . .	16	» »
67-Cr-51 . . .	16	» »
67-Cr-56 . . .	16	Р. Амгуэма, 159-й км трассы
D. pseudopilosa Pohle 67-Cr-50 . . .	48	Там же
67-Cr-62 . . .	48	» »
67-Cr-16 . . .	48	Хр. Искатень, 32-й км трассы
67-Cr-40 . . .	48	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Saxifraga bronchialis L. ssp. *funstonii* (Small) Hult. 71-77Pl	80	Хр. Искатень, 32-й км трассы
S. calycina Sternb. 71-07Pl	24	Там же
S. exilis Steph. 71-12C	48	Зал Креста, пос. Конергино
S. foliolosa R. Br. 71-16C	40	Там же
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Los.-Losin. 71-69Pl	20	Хр. Искатень, 52-й км трассы
71-19C	20	Хр. Искатень, р. Канчалан
S. hieracifolia Waldst. et Kit. f. *longifolia* Engl. et Irmsch. 65-392 . .	56	Мыс Шмидта
66-107 . .	56	Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннет
67-63 . . .	63	Р. Амгуэма, 159-й км трассы
71-23Pl . .	Около 100	Хр. Искатень, 32-й км трассы
71-36Pl . .	> 100	Там же
70-60T . .	Около 120	Р. Амгуэма, 115-й км трассы
69-42K . .	Около 120	Вост. Чукотка, пос. Провидения
S. hyperborea R. Br. 71-30Pl . .	26	Хр. Искатень, 32-й км трассы
71-60Pl . . .	26	Там же
S. nelsoniana D. Don 71-21Pl . . .	Около 80	» »
71-38Pl. . . .	80	» »
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtzev et Petrovsky 71-39Pl	30	» »
71-43Pl	30	» »
71-56Pl	30	» »
71-58Pl	30	» »
71-20C	30	Хр. Искатень, р. Канчалан
S. tenuis (Wahlenb.) H. Sm. 71-14Pl	20	Хр. Искатень, 32-й км трассы
Chrysosplenium wrightii Franch. et Savat. 71-11Pl	24	Там же
71-04Pl	24	Зал. Креста, пос. Эгвекинот
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. 71-07C	18	Зал. Креста, пос. Конергино
Comarum palustre L. 71-81Pl . . .	42	Пос. Иультин
Dasiphora fruticosa (L.) Rydb. 71-119Pl	14	Хр. Искатень, 32-й км трассы
Potentilla gelida C. A. Mey. 71-96Pl	28	Там же
P. nivea L. 71-113Pl	28	» »
P. uniflora Ledeb. 71-103Pl	28	» »
71-104Pl	28	» »
**Dryas incanescens* Juz. 71-45Pl . . .	18	» »
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene 71-90Pl	70	» »
Astragalus alpinus L. 71-31Pl . .	32	» »
A. frigidus (L.) Bunge 71-02C . .	16	Вост. Чукотка, оз. Сеутакан
A. oroboides Horn. СГ-67-577 . . .	16	Зал. Креста, пос. Эгвекинот
СГ-67-654 . . .	16	Р. Амгуэма, 159-й км трассы
Oxytropis mertensiana Turcz. 71-33Pl	16	Хр. Искатень, 32-й км трассы
Viola repens Turcz. 71-24C	24	Хр. Искатень, р. Канчалан
Primula egaliksensis Wormskj 71-08A	40	Вост. Чукотка, зал. Лаврентия
P. tschuktschorum Kjellm. 71-22C . .	22	Хр. Искатень, р. Канчалан
71-42Pl	22	Хр. Искатень, 32-й км трассы
* *Pyrola incarnata* Fisch. ex DC. 71-115Pl	46	Там же
Eritrichium chamissonis DC. 67-111	48	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
65-395	48	Мыс Шмидта
65-396	48	Там же

Вид растения и номер образца	2n	Место сбора образца
68-36K	48	Анадырское нагорье, оз. Эльгыгытгын
70-41Pl	48	Вост. Чукотка, оз. Аччен
70-157Y	48	Вост. Чукотка, уроч. Дежнева
70-167Y	48	Там же
71-12Pl	48	Хр. Искатень 32-й км трассы
E. villosum (Ledeb.) Bunge 71-13Pl	24	Там же
71-16Pl	24	» »
71-51Pl	24	» »
71-54Pl	24	» »
71-25Pl	24, 48	» »
Lagotis glauca Gaertn. 71-60A	22	Вост. Чукотка, пос. Уэлен
Galium boreale L. 71-121Pl	66	Хр. Искатень, 32-й км трассы
Valeriana capitata Pall. 71-105Pl	60	Там же
Erigeron alascanus Cronq. 71-59A	18	Вост. Чукотка, пос. Инчоун
E. komarovii Botsch. 71-19Pl . . .	18	Хр. Искатень, 32-й км трассы
**Antennaria compacta* Malte 71-30A	>60	Вост. Чукотка, зал. Лаврентия
A. friesieana (Trautv.) E. Ekm. 71-106Pl	Около 80	Хр. Искатень, 32-й км трассы
A. villifera Boriss. 71-30C	28	Хр. Искатень, р. Канчалан
Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed. 71-45A	18	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
Nardosmia frigida (L.) Hook. 71-28Pl	60	Хр. Искатень, 32-й км трассы
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. 71-13C	48	Зал. Креста, пос. Конергино
Taraxacum kamtschaticum Dahlst. 71-80Pl	32	Пос. Иультин
T. phymatocarpum Vahl 71-04A . .	24	Зал. Лаврентия, м. Краузе

2n=68 (Жукова, 1966).[1] 2n=32 не было раньше известно у местных растений *Caltha arctica*. У *Saxifraga cernua* обнаружен новый хромосомный вариант с 2n=62. Впервые у *Senecio frigidus* выявлена высокоплоидная раса с 2n=96. Возможно, что образец № 65-230, у которого обнаружено 2n=около 80, также относится к этой расе. Во всяком случае морфологически оба помещенных в таблице образца ничем не отличаются. Более того, эти растения практически неотличимы от 48-хромосомных образцов этого вида, произрастающих на острове (Жукова и Петровский, 1972) и в чукотской тундре (Жукова и Тихонова, 1973). По-видимому, 96-хромосомная раса является прямым аутополиплоидным производным 48-хромосомной.

Часть определений хромосомных чисел у островных растений приводится впервые. Таковы данные для редких на острове видов — *Stellaria crassifolia*, *S. umbellata*, *Anemone richardsonii*, *Hippuris vulgaris*.

Получены данные для новых таксонов рода *Papaver* — *P. gorodkovii* и *P. paucistaminum*. Хромосомные числа у растений, относящихся к этим двум видам, публиковались нами ранее (Жукова, 1968; Жукова и Петровский, 1971, 1972), но под другими наименованиями. Более тщательное изучение живых растений и гербарного материала позволило установить, что образцы, определявшиеся ранее как *P. walpolei* A. E. Porsild var. *asiaticum* (Жукова и Петровский, 1971), принадлежат к родственному *P. walpolei*, но совершенно самостоятельному виду *P. gorodkovii*, эндему о. Врангеля.

Ознакомление с американским материалом по *Papaver keelei* A. E. Porsild, завизированным самим автором, привело нас к выводу, что рассмотренная в Чукотском нагорье раса мака, ранее сближавшаяся авторами с *P. keelei* (см. Жукова, 1968), представляет собою совершенно самобытный таксон, именуемый ныне *P. paucistaminum*.

---

[1] В цитируемой работе этот таксон обозначен как *H. frigida* Pobed.

Впервые публикуется хромосомное число для *Braya pilosa* — 2n=28. Приводимые в ранее вышедшей публикации (Жукова и Петровский, 1972) данные для растений, определенных как *Braya* cf. *purpurascens* с 2n=28, также должны быть отнесены к *B. pilosa* — виду, который, как выяснилось, в некоторых пунктах о. Врангеля, даже более обычен, нежели *B. purpurascens*. Тот факт, что хромосомное число у *B. pilosa* одинаково с таковым у *B. thorild-wulffii*, несомненно подкрепляет точку зрения о значительно большем сходстве этих двух видов между собой, нежели сходство каждого из них с очень полиморфной *B. purpurascens*, имеющей 2n=56. Характер ареалов двух первых видов, сходство многих морфологических признаков и, наконец, одинаковое число хромосом позволяют сделать предположение, что *B. pilosa* и *B. thorild-wulffii* — суть географические расы одного вида, которые могут трактоваться как подвиды *B. pilosa*.

Кариологическое изучение образцов растений *Chrysosplenium* помогло выявить новый для флоры СССР таксон *Ch. rosendahlii* — американский арктический вид, совмещающий ряд признаков *Ch. tetrandrum*, *Ch. wrightii*, *Ch. iowense* и *Ch. alternifolium*. Исследованные нами растения имеют 8-тычиночные цветки с чашелистиками, несущими на адаксиальной стороне многочисленные прижатые к поверхности прозрачные сосочки, как у *Ch. alternifolium*. Ткани околоцветника, как правило, имеют многочисленные пурпуровые пятна, как у *Ch. tetrandrum* и *Ch. wrightii*, у которого этот признак выражен особенно интенсивно. Семена наших растений по окраске и форме весьма сходны с семенами *Ch. tetrandrum*, превосходя их только размерами (0.8—1.0 мм против 0.7—0.8 мм у *Ch. tetrandrum*).

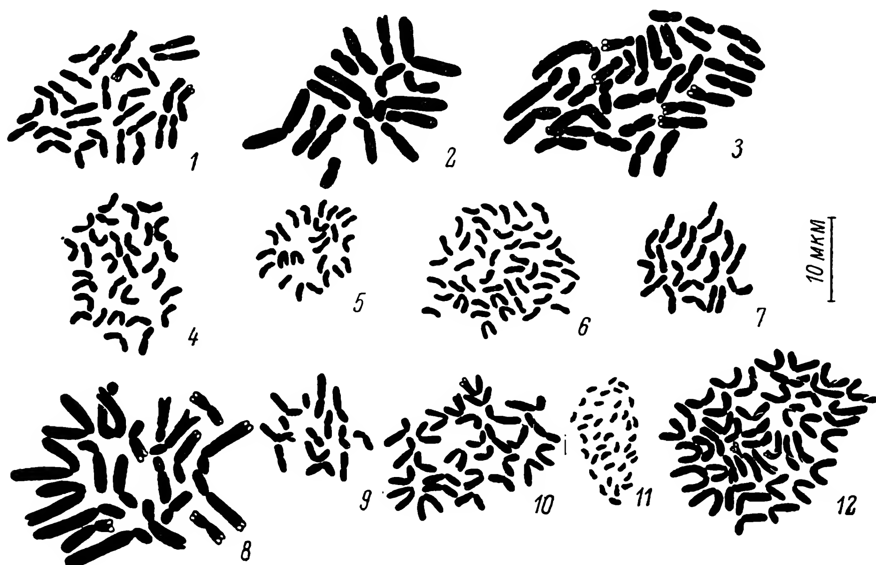
Подсчет хромосом у серии образцов *Stellaria ciliatosepala* выявил октоплоидную расу с 2n=104. Ранее самым высоким хромосомным числом у этого таксона считалось 2n=91. В связи с последним числом высказывалось предположение, что *S. ciliatosepala* — гибридогенный вид, происшедший от родительской пары, имевшей, соответственно, 2n=104 и 2n=78 (Jørgensen и др., 1958). Нами установлено, что у *S. ciliatosepala* на острове существует несколько кариологических рас с числами хромосом от 2n=76 до 2n=104, в том числе и раса с 2n=91. Природа последней расы пока не нашла удовлетворительного объяснения. Однако версия о гибридном происхождении *S. ciliatosepala* в свете полученных нами данных должна восприниматься критически.

Исследование весьма полиморфного материала, относимого нами к *Melandrium affine*, не выявило новых хромосомных рас. Следует отметить обнаружение нового хромосомного числа у *Nardosmia glacialis* (2n=60). Прежде у этого вида дважды было найдено 2n=56 (Жукова и Петровский, 1971, 1972) и один раз 2n $\approx$ 112 (Соколовская и Стрелкова, 1960). Точно так же определенный интерес представляет хромосомная раса с 2n около 56, выявленная у *Festuca vivipara*. Ранее у этого вида на острове было определено 2n=28 (Жукова и Петровский, 1971). Такое же хромосомное число было найдено у растений *F. vivipara* с Чукотки. 56-хромосомные растения этого вида впервые обнаружены на северо-западном побережье Аляски (Johnson a. Packer, 1968). Эти же авторы обратили внимание на существование двух типов хромосом у западноамериканского вида *Eritrichium splendens*, имеющего 18 крупных и 18 мелких хромосом в соматических клетках. В этой связи следует отметить, что у *Eritrichium sericeum* с 2n=28 нами также выявлены два типа хромосом (см. рисунок — Жукова и Петровский, 1971 : 295). Диплоидный набор у этого вида состоит из 6 пар мелких хромосом (около 2.5 мк дл.) и 8 пар крупных, по длине в 3 раза превышающих первые. Характерно, что у чукотских растений *Eritrichium villosum* и *E. chamissonis* (см. табл. 2 и рисунок), имеющих соответственно 2n=24 и 2n=48, все хромосомы мелкие (дл. 2—3 мк).

Не исключена возможность, что *E. chamissonis* является прямым производным *E. villosum* и эти виды образуют полиплоидный ряд. В этой ситуации представляется интересным выяснение таксономического поло-

жения *Eritrichium aretioides* (Cham.) DC. — вида, объем и границы которого остаются весьма неопределенными. У чукотских растений, наиболее соответствующих описанию *E. aretioides*, нами неоднократно определялось 2n=20; но без кариологического изучения образцов этого вида из locus classicus идентификация наших растений не может считаться окончательной ввиду большой разнородности материала, представляющего аутентики *E. aretioides* и *E. chamissonis*. Заметим попутно, что 20-хромосомные растения *Eritrichium* также имеют только мелкие хромосомы.

Продолжающиеся ботанические исследования на Чукотке, проводимые лабораторией Крайнего Севера БИНа в последние годы наиболее



Метафазные пластинки

1 — Papaver nivale, 2n=28; *2 — Aconitum delphinifolium*, ssp. *paradoxum*, 2n=16; *3 — Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, 2n=32; *4 — Saxifraga porsildiana*, 2n=30; *5 — Eritrichium villosum*, 2n=24; *6 — E. chamissonis*, 2n=48; *7 — Polygonum laxmannii*, 2n=20; *8 — Claytonia joanneana*, 2n=20; *9 — Swertia stenopetala*, 2n=16; *10 — Braya pilosa*, 2n=28; *11 — Salix berberifolia* ssp. *fimbriata*, 2n=38; *12 — Arenaria formosa*, 2n=44

интенсивно к востоку от р. Амгуэмы, позволили собрать богатый материал по кариологии многих видов растений. Бóльшая часть образцов, приведенных в табл. 2, собрана Т. В. Плиевой. Кроме авторов статьи, материал собирали участники Полярной экспедиции БИНа Ю. П. Кожевников, А. А. Коробков, Н. И. Сухорукова, А. К. Сытин, А. Д. Тихонова, Б. А. Юрцев. Пользуемся случаем выразить нашу признательность всем перечисленным товарищам за помощь. Для лучшей ориентировки читателя ниже коротко характеризуется география проведенных сборов. Значительная часть сборов была проведена вдоль трассы Эгвекинот—Иультин, в частности в районе перевала на хр. Искатень (32-й километр). Сборы проводились также в окрестностях поселков Иультин, Эгвекинот, Энмелен, Инчоун, Лаврентия, Чаплино, Конергино, в районе озер Иони, Коолень, Сеутакан, Аччен, в бассейнах рек Ионивеем, Канчалан, Эргувеем, Утавеем, Чегитунь. Некоторое количество образцов собрано в ряде пунктов Центральной и Западной Чукотки. Кариологическое изучение более 80 видов растений Чукотки выявило ряд интересных фактов. Кроме впервые полученных данных о хромосомных числах *Pucciphippsia czukczorum* (2n=22), *Salix tschuktschorum* (2n=114), *Papaver paucistaminum* (2n=70), *P. nivale* (2n=28), привлекают внимание серии новых определений хромосомных чисел у критических таксонов. В частности, это относится к представителям рода *Saxifraga*. Уже давно было обращено внимание на наличие в широко трактуемом комплексе *Saxifraga punctata* L. хорошо выраженных морфологических рас. Некоторые из этих рас были описаны как самостоятельные виды. На Чукотке комплекс *S. punctata* представлен

двумя хорошо различимыми формами, которые мы вслед за Хультéном (Hultén, 1945), Колдером и Севайлом (Calder a. Savile, 1960) обозначали как таксоны подвидового ранга *S. punctata* ssp. *nelsoniana* (D. Don) Hult. с 2n=80 и *S. punctata* ssp. *porsildiana* Calder et Savile с 2n=30 (Жукова и Петровский, 1971, 1972; Жукова и Тихонова, 1973). Собранные за последнее время материалы по географии, морфологии, экологии и кариологии этих двух форм и отчетливые отличия этих форм от южносибирских популяций *S. punctata*, на базе которых был описан этот вид, склоняют нас в пользу признания обеих встречающихся на Чукотке форм в качестве самостоятельных видов. В отношении одной из рас — *S. nelsoniana* — подобная трактовка была принята давно (Don, 1821); точно так же этот таксон трактуется во «Флоре СССР». В отношении второй расы видовой статус был предложен недавно Б. А. Юрцевым и В. В. Петровским. По их предложению ниже приводится наименование этого таксона в новом статусе с базионимом: *Saxifraga porsildiana* (Calder et Savile) Jurtzev et Petrovsky, stat. n. — *Saxifraga punctata* L. ssp. *porsildiana* Calder et Savile in Canadian Journal Botany, 38 (1960) 429.

Примечательно, что у *S. porsildiana* и *S. nelsoniana* на Чукотке, где оба эти вида произрастают в одних и тех же географических пунктах, отсутствуют промежуточные формы, столь обычные для других рас комплекса *S. punctata* s. l. По-видимому, уже продолжительное время эти два вида биологически изолированы друг от друга, что вполне естественно при такой разнице хромосомных чисел. Судя по фрагментарному ареалу, сравнительно низкому хромосомному числу и своеобразной экологии (растения, как правило, встречаются только в местах долгого лежания снега) *S. porsildiana* является более древним типом, пережившим сложную историю на северо-востоке Азии и на северо-западе Америки, в то время как *S. nelsoniana* — вид, повсеместно встречающийся от устья р. Лены до дельты р. Макензи — сравнительно молодой таксон, возможно еще расширяющий свой ареал. Что касается других рас цикла *S. punctata* s. l., то их кариологическое изучение представляется очень интересным и многообещающим. У другого представителя рода *Saxifraga* — *S. hieracifolia* обнаружены по крайней мере три хромосомных расы: с 2n=56, 2n=63 и 2n > 100. Первые два хромосомных числа обнаружены у вида впервые. Следует подчеркнуть, что все приводимые в таблице данные получены для растений, относимых к форме *longifolia*, распространенной сравнительно неширoко — в восточной части Чукотки и на Аляске. Довольно необычные хромосомные числа отмечены у *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii* (2n=80) и у *S. foliolosa* (2n=40). Как известно, у последнего вида регулярно определялось 2n=56, и этот таксон нередко рассматривался как прямое производное *S. stellaris*, имеющей 2n=28. Повторные определения хромосомного числа у *Saxifraga grandipetala* вновь дали 2n=20 (см. Жукова и Тихонова, 1973). По-видимому, хромосомное число 2n=18, выявленное сначала у этого вида (Жукова и Тихонова, 1970), не соответствует реальному и объясняется отсутствием четких метафазных пластинок. У одного из образцов *Eritrichium villosum* в ткани корешка одновременно обнаружены 24- и 48-хромосомные клетки. Морфологическое сходство метафазных пластинок *Eritrichium villosum* и *E. chamissonis*, имеющих одинаковое число хромосом — 2n=48 и во многом сходных по макроморфологическим признакам, позволяет предположить, что *E. chamissonis* является автополиплоидом от *E. villosum*. Гибридное же происхождение *E. chamissonis* в свете выявленных хромосомных чисел представляется маловероятным (см. Попов, 1953).

В табл. 3 представлены результаты исследований хромосомных чисел у растений, собранных в разных пунктах азиатской части СССР, от Урала до Камчатки. Бóльшая часть определений в данном случае была проведена на материале, выращенном из семян, имевшихся в гербарных образцах или специально собранных для кариологического изучения. На Таймыре семена были собраны Т. Г. Полозовой и Е. А. Ходачек. В Якутии материал зафиксирован А. А. Коробковым, в Хабаровском и Приморском

ТАБЛИЦА 3

Числа хромосом у исследованных видов растений из разных районов Сибири и Дальнего Востока

Вид растения и номер образца	2n	Место сбора образца
Hierochloë pauciflora R. Br. C-64-316	28	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Festuca auriculata Drob. 70-66K . .	14	Якутия, пос. Тикси
F. brachyphylla Schult. 70-65K . .	42	Там же
F. cryophila V. Krecz. et Bobr. C-64-304	42	Таймыр, пос. Усть-Тарея
F. vivipara L. 69—792	49	Там же
Trisetum molle (Michx.) Trin. 67-216P	28	Хабаровский кр., пос. Аян
Poa glauca Vahl 67-113P	42	Приморский кр., хр. Тагин-Чан
Eriophorum scheuchzeri Hoppe C-64-319	58	Таймыр, пос. Усть-Тарея
**Carex rigidioides* Gorodk. 65-455 . .	62	Колымское нагорье, пос. Карамкен
**Salix berberifolia* Pall. ssp. *fimbriata* A. Skv. 70-55K	38	Якутия, пос. Тикси
Betula exilis Sukacz. 67-M-29 . . .	28	Колымское нагорье
	28	Якутия, р. Селерикан
B. nana L. C-64-322	28	Таймыр, пос. Усть-Тарея
B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey.	Около 48	Там же
Oxyria digyna (L.) Hill C-64-297	14	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Polygonum divaricatum L. СГ-61-355	20	Оз. Байкал, зап. побережье
P. laxmannii Lepech. СГ-65-354 . .	20	Колымское нагорье, пос. Карамкен
**Claytonia joanneana* Roem. et Schult. C-68-752	20	Бурятия, хр. Борщовочный
Cerastium maximum L. C-64-303	38	Таймыр, пос. Усть-Тарея
C-65-867	38	Там же
Minuartia arctica (Stev.) Aschers. et Graebn. C-66-838	38	» »
**Arenaria formosa* Fisch. ex DC. СГ-70-79	44	Колымское нагорье, Ольское плато
**Silene paucifolia* Ledeb. C-61-343 .	24	Полярный Урал, гора Рай-Ис
**Lychnis ajanensis* Regel СГ-70-77	24	Колымское нагорье, Ольское плато
L. sibirica L. ssp. *villosula* (Trautv.) Tolm. C-69-869	24	Таймыр, пос. Усть-Тарея
**Gastrolychnis violascens* Tolm. СГ-66-02	24	Эвенкия, оз. Ессей
Ranunculus borealis Trautv. C-64-340	14	Таймыр, пос. Усть-Тарея
C-64-864	14	Там же
Trautvetteria japonica Sieb. et Zucc. 67-186P	16	Хабаровский кр., Нижнеамурский р-н, мыс Пуир
Draba nemorosa L. C-69-763	16	Якутия, р. Селерикан
Arabis petraea L. ssp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm. СГ-65-50	16	Плато Путораны, оз. Дюпкун
A. petraea L. ssp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm. C-64-294 . . .	32	Таймыр, пос. Усть-Тарея
СГ-68-07	32	Колымское нагорье, пос. Черное озеро
СГ-70-81	32	Колымское нагорье, Ольское плато
Erysimum pallasii (Pursh) Fern. C-64-308	36	Таймыр, пос. Усть-Тарея
СГ-65-771	36	Плато Путораны, оз. Дюпкун
**Braya siliquosa* Bunge СГ-64-44 . .	42	Бурятия, р. Баргузин-верховья
Torularia humilis (C. A. Mey.) O. E. Schulz СГ-60-351	>30	Якутия, низовья р. Оленек
**Thlaspi cochleariforme* DC. C-64-318	56	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Saxifraga bronchialis L. s. l. 70-59K	90	Якутия, пос. Тикси
S. hieracifolia Waldst. et Kit. f. *eutypica* Engl. et Irmsch. 70-63K . . .	>100	Там же
S. punctata L. s. l. 70-73K	84	Якутия, пос. Тикси
70-210K	Около 80	Колымское нагорье
**S. sibirica* L. СГ-69-390	26	Якутия, пос. Усть-Нера
Potentilla stipularis L. C-64-321. . .	28	Таймыр, пос. Усть-Тарея
C-65-871. . .	28	Там же
P. inquinans Turcz. СГ-69-470 . . .	14	Якутия, пос. Усть-Нера

Вид растения и номер образца	2n	Место сбора образца
Chamaerhodos erecta (L.) Bunge СГ-70-06	14	Там же
Dryas punctata Juz. С-64-305	18	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Spiraea beauverdiana C. K. Schneid. СГ-69-417	14	Окрестности г. Магадана
Astragalus alpinus L. СГ-67-667	32	Колымское нагорье, пос. Черное озеро
A. frigidus (L.) Bunge СГ-67-622	16	Там же
A. schelichovii Turcz. СГ-69-794	16	Якутия, пос. Усть-Нера
A. umbellatus Bunge С-65-288	16	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Oxytropis middendorffii Trautv. С-65-290	48	Там же
Vicia cracca L. СГ-66-745	14	Эвенкия, фактория Эконда
V. macrantha Turcz. СГ-69-927	14	Якутия, пос. Усть-Нера
Caragana jubata (Pall.) Poir 67-300P	16	Хабаровский кр., пос. Аян
Primula farinosa L. 67-116P	18	Приморский кр., Тагин-Чан
**Androsace incana* Lam. СГ-67-707	20	Бурятия, хр Борщовочный
A. lactiflora Pall. С-65-468	20	Бурятия, р. Ингола
С-68-768	20	Приамурье, оз. Кода
A. septentrionalis L. С-1969	20	Плато Путораны, оз. Себяки
С-69-872	20	Таймыр, пос. Усть-Тарея
A. triflora Adams С-66-471	40	Там же
Armeria arctica (Cham.) Wallr. С-64-311	18	» »
**Swertia stenopetala* (Regel. et Til) Pissjauk. 67-226P	14	Хабаровский кр., пос. Аян
Myosotis asiatica Schichk. et Serg. С-64-312	24	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge С-64-325	24	Там же
Veronica incana L. СГ-69-805	32	Якутия, р. Селерикан
Pedicularis sudetica Willd. С-64-301	16	Таймыр, пос. Усть-Тарея
С-65-864	16	Там же
Plantago canescens Adams СГ-69-768	12	Якутия, р. Селерикан
P. depressa Willd. СГ-66-767	12	Эвенкия, пос. Тура
Erigeron eriocephalus Vahl С-64-323	18	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed. С-64-296	18	Там же
С-64-313	18	» »
Dendranthema mongolicum (Ling.) Tzvel. 70-56K	Около 72	Якутия, пос. Тикси
Nardosmia frigida (L.) Hook. С-64-295	Около 60	Таймыр, пос. Усть-Тарея
N. gmelinii (Turcz.) DC. 67-273P	28	Хабаровский кр., пос. Аян
Arnica iljinii (Maguire) Iljin С-64-324	56	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb. 67-130P	14	Приморский кр., хр. Тагин-Чан
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. С-64-326	40	Таймыр, пос. Усть-Тарея

краях — М. и Р. Пименовыми. В остальных случаях семенной материал извлекался из гербарных образцов, хранящихся в Гербарии БИНа.

Среди новых определений хромосомных чисел, ранее не известных в литературе, следует особо отметить данные для нескольких видов. Так, число хромосом 2n=44 у *Arenaria formosa* является дополнительным аргументом в пользу признания этого таксона самостоятельным видом, а не разновидностью или расой *A. capillaris* Poir. (у последнего вида 2n=22 — Жукова, 1966). Новое хромосомное число обнаружено у *Caragana jubata* — 2n=16. До сих пор у этого вида было известно только 2n=32 (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). *Nardosmia gmelinii* из окрестностей пос. Аян имеет 2n=28, тогда как более ранние исследования выявили у растений этого вида 2n=58—60 (Жукова, 1968). Возможно, что два последних вида в разных частях своих ареалов представлены различными кариологическими расами; установить это помогут последующие определения. Несомненный интерес представляет выявле-

ние среди сибирских и дальневосточных растений новых диплоидов: *Salix berberifolia* ssp. *fimbriata*, *Silene paucifolia*, *Lychnis ajanensis*, *Gastrolychnis violascens*, *Saxifraga sibirica*, *Androsace incana*, *Swertia stenopetala*.

Полученные данные в известной мере ориентируют программу наших дальнейших исследований по кариологии и кариосистематике видов арктической флоры на ближайшее время. Возможно, что некоторые публикуемые результаты побудят наших коллег к более пристальному и критическому рассмотрению отдельных таксонов или систематических групп. Использование материалов о хромосомных числах в решении многих вопросов систематики становится обычным, а получение массовых данных значительно увеличивает ценность такой информации.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г. и В. В. Петровский. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Жукова П. Г. и В. В. Петровский. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. II. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. I. Бот. ж., 56, 6. — Жукова П. Г. и А. Д. Тихонова. (1973). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II. Бот. ж., 58, 3. — Попов М. Г. (1953). Род *Eritrichium* Schrad. Флора СССР, 19. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике. Бот. ж., 45, 3. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Calder I. A., D. B. O. Savile. (1960). Studies in *Saxifragaceae* — III. *Saxifraga odontoloma* and *lyallii*, and North American subspecies of *S. punctata*. Canad. J. Bot., 38. — Don D. (1821). A monography of the genus *Saxifraga*. Transact. Linn. Soc., 13. — Hultén E. (1945). Flora of Alaska and Yukon, V. — Johnson A. W. a. J. G. Packer. (1968). Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. Bot. Notiser, 121. — Jørgensen C. A., Th. Sørensen a. M. Westergaard. (1958). The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. Biol. Skr. Kongel. Dansk. Vid. Selsk., 9, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 VI 1972).

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 (5-012) 576.16 : 582.542

А. П. Соколовская и Н. С. Пробатова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ *GLYCERIA* R. BR.

A. P. SOKOLOVSKAYA AND N. S. PROBATOVA. THE CHROMOSOME NUMBERS OF THE FAR EASTERN SPECIES OF *GLYCERIA* R. BR.

Исследованы числа хромосом у 8 видов рода *Glyceria* и *Torreyochloa natans* (Kom.) Church на территории Дальнего Востока. Большинство из этих видов имеет восточноазиатский ареал. Впервые исследованы: *G. triflora* (Korsh.) Kom. (2n=20) и *G. spiculosa* (Fr. Schmidt) Roshev. (2n=40) из секции *Hydropoa*, *G. leptorhiza* (Maxim.) Kom. из секции *Leptorhiza* (2n=20) и *G. leptolepis* Ohwi из секции *Striatae* (2n=20). Самым полиморфным среди дальневосточных представителей рода является *G. triflora*, но число хромосом у этого вида постоянное. Показано распространение всех изученных видов в различных районах Дальнего Востока. Дальше всех видов на север распространена *G. lithuanica* (до северо-восточного побережья Камчатки). Отмечается, что среди восточноазиатских видов *Glyceria* преобладают диплоиды, в то время как в североамериканской части ареала рода распространены преимущественно тетраплоиды.

Род *Glyceria* R. Br. содержит около 40 видов, распространенных преимущественно в Северной Америке. В нашей стране почти 2/3 видов

этого рода сосредоточены на Дальнем Востоке: здесь представлено 9 из 15 видов *Glyceria* флоры СССР. Большинство из них — виды восточноазиатские: *G. alnasteretum* Kom., *G. leptolepis* Ohwi, *G. ischyroneura* Steud., *G. leptorhiza* (Maxim.) Kom., *G. depauperata* Ohwi.

Специального исследования чисел хромосом у видов рода *Glyceria*, распространенных в СССР, не предпринималось; сведения об отдельных видах рассеяны в разных работах (Авдулов, 1931; Maude, 1940; Fitzpatrick, 1946; Tateoka, 1953, 1954; Borrill, 1956; Соколовская, 1963, 1968). Североамериканские виды рода исследованы в этом отношении полнее (Church, 1942, 1949; Löve, 1954; Bowden, 1960, и др.).

Ввиду противоречивости данных, представленных в работах разных авторов (см. справочник «Хромосомные числа цветковых растений», 1969), долгое время существовали разногласия в вопросе об основном числе хромосом (x) в роде *Glyceria.* Во многих случаях для одного и того же вида приводились числа хромосом (2n) различной кратности. Так, для *G. fluitans* (L.) R. Br. указано 2n=20, 28 и 40, для *G. maxima* (Hartm.) Holmb. 2n=28, 56 и 60, для *G. plicata* (Fries) Fries 2n=28 и 40, для *G. striata* (Lam.) Hitchc. 2n=20 28, и т. д.

В нашей статье приведены числа хромосом для видов рода *Glyceria*, обитающих на Дальнем Востоке. Эти данные получены нами на материале из Приморья, Приамурья, Камчатки, Сахалина, Курильских и Командорских островов. Хромосомные числа для 4 видов — *G. spiculosa* (Fr. Schmidt) Roshev., *G. triflora* (Korsh.) Kom., *G. leptorhiza* (Maxim.) Kom. и *G. leptolepis* Ohwi — получены нами впервые, а у остальных видов исследованы повторно. Полученные числа хромосом приведены ниже; указаны географический район и пункт сбора материала, дана краткая экологическая характеристика местообитания, номер фиксации и гербарного образца.[1] Цитологическая обработка и подсчет соматических чисел хромосом выполнены А. П. Соколовской на кафедре высших растений Ленинградского университета. Цитируемые гербарные образцы хранятся в Гербарии каферды высших растений университета и в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (г. Владивосток).

В отношении внутриродового подразделения *Glyceria* авторы следовали Н. Н. Цвелеву (1971).

Секция **Hydropoa** Dum.

Glyceria triflora (Korsh.) Kom. (=*G. aquatica* var. *triflora* Korsh.; *G. arundinacea* subsp. *triflora* (Korsh.) Tzvel.; *G. kamtschatica* Kom.; *G. karafutensis* Ohwi; *G. maxima* subsp. *triflora* (Korsh.) Hult.; *G. debilior* auct. non Kudo).

2n=20. Приморье: окр. Владивостока, в районе станции Чайка, сырой луг в долине речки, 29 VI 1969, № 1791, Н. П.[2]

2n=20. Сахалин: 1) Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровка, в канаве, 10 VII 1957, № 251, А. С.; 2) там же, сыроватые места у речки, 4 VIII 1968, № 1303, Н. П.; 3) Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, сырые участки за р. Лазовой, 20 VII 1968, № 1185, Н. П.; 4) Корсаковский р-н, окр. сел. Соловьевка, заболоченная морская терраса, 20 IX 1968, № 1713, Н. П.

2n=20. Камчатка: 1) Усть-Камчатский р-н, окр. пос. Крахча, на отмели у берега р. Камчатки, 25 VIII 1969, № 2254, Н. П.; 2) пос. Козы-

[1] Участвуя в экспедициях лабораторий геоботаники и систематики высших растений Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР, авторы собирали материал (проводили фиксацию корешков в полевых условиях по методике Навашина). Сборы осуществлялись в разных районах Дальнего Востока в 1957—1965 гг. (А. П. Соколовская) и в 1968—1971 гг. (Н. С. Пробатова).

[2] Часто повторяющиеся фамилии заменены сокращениями: Н. П. (Н. Пробатова), А. С. (А. Соколовская).

ревск, на заболоченном берегу р. Камчатки, 19 VII 1959, № 153, А. С.[1]

Glyceria alnasteretum Kom.

2n=20. Камчатка: 1) Усть-Большерецкий р-н, окр. пос. Паужетка, левый берег р. Паужетки (система р. Озерной), кустарниковые заросли, 13 VII 1969, № 1815, Н. П.; 2) в 19 км от пос. Озерновского вверх по долине р. Озерной, у ручья, 3 VIII 1969, № 2092, Н. П.

2n=20. Командорские о-ва: о. Беринга, в 12 км от пос. Никольское, близ устья р. Федоскиной, среди крупнотравья, 21 VII 1971, № 3294, Н. П.

2n=20, 40. Курильские о-ва: о. Парамушир, окр. пос. Северо-Курильска, заросли ольхового стланика на склоне у ручья, 14 VIII 1971, № 3326, Н. П.

2n=20 (Tateoka, 1953).

Glyceria spiculosa (Fr. Schmidt) Roshev. (=*G. paludificans* Kom.).

2n=40. Приморье: Хасанский р-н, окр. ст. Приморской, остатки луга у дороги, 5 IX 1971; № 3363, Н. П.

2n=40. Приамурье: 1) левобережье Амура в р-не Хабаровска, окр. ст. Приамурской, манниковый луг, 2 VII 1971, № 3254, Н. П.; 2) Хабаровский край, в 3—4 км от сел. Петропавловка, оз. Петропавловское, сырой луг у Кухаринского залива, 4 VII 1971, № 3260, Н. П.

Секция **Striatae** Church

Glyceria lithuanica (Gorski) Lindm. (=*G. debilior* (Fr. Schmidt) Kudo; *G. orientalis* Kom.).

2n=20. Сахалин: 1) Анивский р-н, по берегу р. Подгорной, 5 VII 1957; № 221, А. С.; 2) Долинский р-н, окр. пос. Остромысовка, на травянистом склоне к морю, 29 VI 1957, № 175, А. С.; 3) окр. пос. Синегорска, в овраге у ручья, 14 VII 1968, № 1240, Н. П.

2n=20. Камчатка: 1) Усть-Большерецкий р-н, окр. пос. Паужетка, у теплого ручья-притока р. Паужетки (система р. Озерной), 16 VII 1969, № 1924, Н. П.; 2) Карагинский р-н, окр. пос. Оссора, луг за озером, 9 VIII 1965, № 155, А. С.[2]

2n=20 (Tateoka, 1953).

Glyceria leptolepis Ohwi (=*G. ussuriensis* Kom.).

2n=20. Приморье: 1) окр. Владивостока, дорога к перевалу Лянчихе-Шамора, у ручья, 17 VI 1971, № 3233, Н. П.; 2) там же, в 3.5 км от пос. Океанская, по дороге на бухту Шамора, в канаве, 17 VI 1971, № 3236, Н. П.; 3) Хасанский р-н, окр. ст. Приморской, сырой луг, 5 IX 1971, № 3368, Н. П.

Секция **Leptorhiza** Tzvel.

Glyceria leptorhiza (Maxim.) Kom.

2n=20. Приамурье: 1) Хабаровский край, оз. Петропавловское, окр. сел. Кухари, низкий заливаемый берег Кухаринского залива, 4 VII 1971, № 3257, Н. П.; 2) там же, окр. сел. Петропавловка, берег озера в устье ручья, 5 VII 1971, № 3277, Н. П.

Glyceria ischyroneura Steud.

2n=40. Курильские о-ва: 1) о. Итуруп, тихоокеанское побережье в 65 км севернее бухты Касатка, окр. пос. Сентябрьского, долина речки, сыроватый луг, 14 VIII 1968, № 1307, Н. П.; 2) там же, охотское побережье, окр. пос. Рейдово, редколесье, сырая поляна, 20 VIII 1968, № 1491, Н. П.; 3) там же, окр. пос. Курильска, у ручья в долине р. Курилки, 6 IX 1968, № 1671, Н. П.

2n=40 (Tateoka, 1953).

---

[1] Этот образец ранее был указан нами (Соколовская, 1963) с ошибочным определением «*G. orientalis* Kom.»

[2] В нашей работе (Соколовская, 1968) этот образец был ошибочно указан под названием «*G. debilior*».

Секция **Glyceria** R. Br.

Glyceria depauperata Ohwi.

2n=20. Курильские о-ва: о. Итуруп, окр. пос. Горячие Ключи, ручей — приток речки Благодатной, в быстротекущей воде у берега, 24 VIII 1968, № 1530, Н. П.

2n=20 (Tateoka, 1954).

В последнее время Т. И. Нечаевой (1969) была найдена на Сахалине, в окр. г. Александровска, заносная *G. plicata* (Fries) Fries из секции *Glyceria*.[1] Для *G. plicata* большинством авторов указывается число хромосом 2n=40 (Maude, 1940; Fitzpatrick, 1946; Church, 1949; Borrill, 1956).

Приводим также наши данные по числу хромосом для единственного в СССР вида рода *Torreyochloa* Church.

Torreyochloa natans (Kom.) Church (=*Glyceria natans* Kom.; *G. pallida* auct. non Trin.).

2n=14. Сахалин: окр. г. Анива, у дороги на сел. Песчанское, глубокая придорожная канава, 13 IX 1968, № 1741, Н. П.

2n=14. Курильские о-ва: о. Итуруп, окр. пос. Курильска, глубокие ямы, залитые водой в долине р. Курилки, 6 IX 1968, № 1670, Н. П.

2n=14 (Tateoka, 1954).

Полученные числа хромосом позволяют уточнить кариологическую характеристику рода *Glyceria*.

Основное число хромосом в роде *Glyceria* x=10 (для сравнения приведены наши данные для рода *Torreyochloa*, виды которого ранее рассматривались в составе рода *Glyceria*, но основное число хромосом у них x=7). Все прочие сведения относительно x=7 для рода *Glyceria*, очевидно, являются ошибочными.

Полиплоидия у дальневосточных видов рода *Glyceria* выражена слабо: почти все наши виды являются диплоидами, и лишь 2 вида (*G. ischyroneura* и *G. spiculosa*) тетраплоиды; у *G. alnasteretum* обнаружена, кроме диплоидной, также тетраплоидная форма.[2]

Полиморфизм у видов *Glyceria* не сопровождается изменением числа хромосом; этому роду, очевидно, несвойственна внутривидовая полиплоидия, столь характерная для многих дальневосточных представителей рода *Poa* L. (Соколовская и Пробатова, 1968). Наиболее полиморфным из всех дальневосточных видов манника является *G. triflora* (Korsh.) Kom., который неоднократно описывался под различными названиями (*G. kamtschatica* Kom. с Камчатки, *G. karafutensis* Ohwi с Сахалина и т. д.). У этого вида варьируют общие размеры растений, ширина листовых пластинок, степень шероховатости листовых влагалищ, количество колосков на веточках метелок, количество цветков в колоске, окраска чешуй и некоторые другие признаки. Несмотря на это, в различных частях ареала у *G. triflora* сохраняется диплоидное число хромосом.[3] Значительный полиморфизм при неизменном числе хромосом 2n=40 был также отмечен ранее у одного из видов манника — *G. fluitans* (L.) R. Br. (Borrill, 1956).

Виды рода *Glyceria* на Дальнем Востоке распределяются так, что наибольшее видовое разнообразие приходится на южные районы — Приамурье, Приморье, Сахалин и южные Курилы. Здесь встречаются все представленные на Дальнем Востоке виды рода. По мере продвижения к западу и на север количество видов *Glyceria* заметно сокращается. Так, у западных границ Амурской области встречаются лишь *G. triflora*, *G. lithuanica* и *G. spiculosa*; далее всех других видов на север распростра-

---

[1] У автора этот вид ошибочно указан как «*G. fluitans* (L.) R. Br.» (образцы в Гербариях Главного ботанического сада АН СССР и Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР).

[2] Около 50% зафиксированных корешков образца № 3326 показали необычное для *G. alnasteretum* число хромосом 2n=40.

[3] Лёве (Löve, 1954) предполагал у *G. triflora* тетраплоидное число хромосом в отличие от близкого североамериканского диплоидного вида *G. grandis* S. Wats.

нена *G. lithuanica*, которая, по нашим данным, встречается еще у северо-восточного побережья Камчатки (близ пос. Оссора Корякского национального округа и на о. Карагинский).

Дальневосточные виды рода *Glyceria* достаточно хорошо обособлены друг от друга.

Типовая секция рода — секция *Glyceria* —представлена на Дальнем Востоке японским видом *G. depauperata* Ohwi, который недавно был впервые обнаружен нами на территории СССР (Пробатова, 1970), и заносным европейским видом *G. plicata*. Большинство видов секции *Glyceria* — тетраплоиды, но североамериканский *G. borealis* (Nash) Batcheld. и европейский *G. declinata* Bréb. — диплоиды. Тем больший интерес представляет диплоидный восточноазиатский вид *G. depauperata* Ohwi, по-видимому, один из древних представителей этой группы.

Восточноазиатская секция *Leptorhiza* Tzvel. близка к секции *Glyceria*, но отличается короткими тонкими корневищами и отсутствием крыловидных выростов на килях верхних цветковых чешуй (Цвелев, 1971). Один из видов этой группы диплоид *G. leptorhiza* локализован в бассейне Амура, а тетраплоид *G. ischyroneura* распространен на Японских и южных Курильских островах (о. Итуруп).

Секция *Striatae* Church представлена у нас широко распространенным евразиатским видом *G. lithuanica* и корейско-японским видом *G. leptolepis*. Последний встречается у нас на юге Приморского края; указание *G. leptolepis* для Сахалина во «Флоре советского Дальнего Востока» (В. Ворошилов, 1966) следует относить к *G. triflora*. *G. lithuanica* широко распространена на Сахалине и Камчатке, реже встречается на южных Курильских островах и отсутствует на Командорских и северных Курильских островах, где род *Glyceria* представлен единственным видом *G. alnasteretum*. Оба наших вида секции *Striatae* — диплоиды. но многочисленные североамериканские представители этой группы имеют и более высокие числа хромосом (преимущественно тетраплоиды, по Church, 1949).

В секции *Hydropoa* Dum. диплоид *G. triflora* и тетраплоид *G. spiculosa* являются, как и *G. lithuanica*, самыми распространенными видами манника на Дальнем Востоке. Но это относится главным образом к материковой части нашей территории. Оба вида отсутствуют на Курильских и Командорских островах, а на Камчатке их немногочисленные местонахождения (в долине р. Камчатки) несомненно реликтовые. На Сахалине *G. triflora* является самым обычным видом манника, но *G. spiculosa* здесь известен из немногих местонахождений (преимущественно в долине р. Тыми); на Японских островах последний вид отсутствует. Третий вид секции *Hydropoa* — диплоид *G. alnasteretum*, напротив, весьма распространен на Курильских и Командорских островах, в южной и центральной частях п-ова Камчатка (на север до р. Быстрой Козыревской — притока р. Камчатки), встречается также на северном Сахалине, а за пределами СССР — в Японии. *G. alnasteretum* в отношении морфологии как бы сочетает в себе отдельные признаки *G. spiculosa* (крупные колосковые чешуи, верхняя из которых равна прилегающему цветку) и *G. lithuanica* (длинные тонкие пластинки листьев, шероховатые нижние влагалища, тонкие слабые стебли и проч.). Несмотря на это, гибридное происхождение *G. alnasteretum* представляется нам мало вероятным: анализ колоска показывает, что пыльники у этого растения нормально развитые и по отцветании образуются зерновки.[1]

Среди видов *Glyceria*, представленных в Северной Америке (по данным Church, 1949), 3 вида — диплоиды (и все с широким распространением), 8 видов — тетраплоиды и 1 — гексаплоид. На территории советского Дальнего Востока, напротив, 6 видов рода *Glyceria* — диплоиды и лишь 3 вида — тетраплоиды. Диплоидные виды несомненно следует считать

---

[1] По данным некоторых авторов (Borrill, 1956; Bowden, 1960) межвидовые гибриды у *Glyceria* полностью стерильны, и возобновление осуществляется в этих случаях исключительно вегетативным путем, с помощью корневищ.

более древними, и концентрация таких видов в восточноазиатской части ареала рода *Glyceria* представляет большой интерес.

Род *Torreyochloa* Church, представленный в СССР единственным видом *T. natans*, весьма далек от рода *Glyceria*, о чем свидетельствует и основное число хромосом x=7. Систематическое положение рода *Torreyochloa* обсуждалось в целом ряде работ (Church, 1942. 1949. 1952; Clausen, 1952; Цвелев, 1957, 1968). Однако до недавнего времени виды *Torreyochloa* все еще рассматривались в составе рода *Glyceria* (Hitchcock, 1950; Ворошилов, 1966, и др.). По нашим данным, анатомическое строение пластинки листа также очень резко отличает *T. natans* от всех видов рода *Glyceria*, но показывает большое сходство с родом *Arctophila* (Rupr.) Anderss. Среди признаков, общих с этим последним родом и в то же время отличающихся от видов *Glyceria*, можно указать отсутствие воздухоносных каналов между жилками, мелкие слабо дифференцированные моторные клетки эпидермиса на дне глубоких борозд; пластинки листьев сверху с округлыми ребрами, киль закругленный, слабо выдающийся. В системе злаков Н. Н. Цвелева (1968) род *Torreyochloa*, как и род *Arctophila*, рассматривается в подтрибе *Poinae* Stapf трибы *Poeae* R. Br., а род *Glyceria* отнесен к трибе *Meliceae* Endl.

Род *Torreyochloa*, преимущественно североамериканский (как и род *Glyceria*), насчитывает 8 видов, 2 из которых встречаются в Восточной Азии (Church, 1949). *T. natans* распространен в Приморском крае, на Нижнем Амуре, Сахалине, южных Курилах и на Камчатке, а также в Японии, но везде как довольно редкое растение. Близкие виды — японский *T. viridis* (Honda) Church и североамериканский *T. pallida* (Torr.) Church. Все исследовавшиеся до настоящего времени виды рода *Torreyochloa* — диплоиды (2n=14).

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Кариосистематическое исследование семейства злаков. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., прилож. 44. — Ворошилов В. Н. (1966). Род *Glyceria* R. Br. В кн.: Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). — Нечаева Т. И. (1969). Новые флористические находки на острове Сахалине. Бот. ж., 54, 1. — Пробатова Н. С. (1970). *Glyceria depauperata* Ohwi — новый для флоры СССР вид. Бот. ж., 55, 6. — Соколовская А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатки). Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3. — Соколовская А. П. (1968). Кариологическое исследование флоры Корякской Земли. Бот. ж., 53, 1. — Соколовская А. П. и Н. С. Пробатова. (1968). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. Бот. ж., 53, 12. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Цвелев Н. Н. (1957). О роде *Torreyochloa* Church. Бот. матер. гербария (Ленинград), 18. — Цвелев Н. Н. (1968). Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. ж., 53, 3. — Цвелев Н. Н. (1971). Заметки о злаках флоры СССР, 6. Новости сист. высш. раст., 8. — Borrill M. (1956). A biosystematic study of some *Glyceria* species in Britain. 1. Taxonomy. Watsonia, 3, 6. — Bowden W. M. (1960). Chromosome numbers and taxonomic notes in northern grasses. 2. Tribe *Festuceae*. Canad. J. Bot., 38, 2. — Church G. L. (1942). A cytological and morphological approach to the species problem in *Glyceria*. Amer. J. Bot., 29, 10. — Church G. L. (1949). A cytotaxonomic study of *Glyceria* and *Puccinellia*. Amer. J. Bot., 36, 2. — Church G. L. (1952). The genus *Torreyochloa*. Rhodora, 54 (644). — Clausen R. T. (1952). Suggestion for the assignment of *Torreyochloa* to *Puccinellia*. Rhodora, 54 (638). — Fitzpatrick J. M. (1946). A cytological and ecological study of some british species of *Glyceria*. New Phytol., 45. — Hitchcock A. S. (1950). *Glyceria* R. Br. Manual of the grasses of United States. — Löve A. (1954). Cytotaxonomical remarks on some american species of circumpolar taxa. Svensk bot. Tidskr., 48, 1. — Maude P. F. (1940). Chromosome numbers in some british plants. New Phytol., 39. — Tateoka T. (1953). Karyotaxonomic studies in *Poaceae*. 1. Ann. Rept. Natl. Inst. Genet., Japan, 4. — Tateoka T. (1954). Karyotaxonomic studies in *Poaceae*. 2. Ann. Rept. Natl. Inst. Genet., Japan, 5.

Ленинградский государственный университет
и Биолого-почвенный институт
ДНЦ АН СССР,
Владивосток.

(Получено 3 V 1972).

УДК 582.734 3 (477 75)

В. М. Косых

ЛОХОЛИСТНАЯ ГРУША *PYRUS ELAEAGNIFOLIA* PALL. В КРЫМУ

V. M. KOSYKH. *PYRUS ELAEAGNIFOLIA* PALL. IN CRIMEA

В статье приводятся итоги изучения изменчивости 15 морфологических признаков у *Pyrus elaeagnifolia* Pall. в Крыму и ее распространение в различных растительных поясах. Сообщаются результаты палинологического анализа и критически рассматривается общий ареал указанного вида.

Груша лохолистная встречается во всех растительных поясах Крыма. В. Ф. Васильев (1932) считает, что исходными местообитаниями ее являются каменистые склоны яйлы. Н. М. Чернова (1951) описала кленово-грушевый и грабинниково-грушевый леса на западных отрогах Ай-Петринской и Байдарской яйлах, сохранившихся небольшими участками до 0.5 км^2.

На южном макросклоне Главной гряды лохолистная груша наиболее обильна в шибляковом (приморском) поясе (Рубцов и др., 1966). В западной части этого пояса она растет по опушкам и на полянах в дубовых и грабинниково-дубовых лесах шиблякового типа. В восточной части она входит в состав шибляковых сообществ совместно с *Crataegus monogyna* Jacq., *C. taurica* Pojark., *C. pojarkoviae* Kossych, *C. curvisepala* Lindm., *C. karadaghensis* Pojark., *C. orientalis* Pall. ex M. B., *Malus praecox* (Pall.) Borkh., *Rosa corymbifera* Borhk., *R. canina* L., *Cotinus coggygria* Scop. На северном макросклоне она встречается в лесостепном (предгорном) поясе в качестве примеси к шибляковым сообществам из *Cornus mas* L., *Crataegus orientalis*, *C. pentagyna* Waldst. et Kit., *C. curvisepala*, *C. dipyrena* Pojark., *Prunus stepposa* Kotov, *Viburnum lantana* L., *Rosa canina* L. В дубовых и буковых лесах северного и южного макросклонов ее можно встретить лишь небольшими группами или отдельными деревьями только на опушках и полянах (Косых, 1967).

Как правильно отмечает Г. В. Воинов (1928), лохолистная груша — вид с большой экологической амплитудой. Она встречается на яйле, где отмечены морозы до —24° и в окрестности Белогорска, где температура иногда опускается даже до —32°. Ее можно встретить в местах с осадками до 1200 мм в год и там, где осадков не более 300 мм.

В 1966—1968 гг. под руководством Н. И. Рубцова нами изучалась внутривидовая изменчивость у груши лохолистной в Крыму.

В различных районах Крыма был собран материал для биометрических измерений. При изучении внутривидовой изменчивости мы пользовались методикой Ю. Л. Меницкого (1966), разработанной им для дубов. Был проведен анализ пыльцы по методу Вудхауза в модификации Л. А. Куприяновой (1948). Форма и размеры устьиц определялись по методу И. Н. Свешниковой (1955). Цитологический анализ проведен по методу М. С. Навашина (1936) и Уитмена в модификации Ю. П. Смирнова (1968).

По В. П. Малееву (1939), груша лохолистная имеет широколанцетные, обратноовальные или лопатчатые листья с наибольшей шириной в верхней трети листа. Биометрический анализ крымской популяции этого вида показал, что в ней присутствуют формы, имеющие наибольшую ширину в верхней трети листа, в средней части листа и ниже его средины. В связи с этим форма листа бывает обратнояйцевидной или лопатчатой (рис. 1 и 2), обратноланцетной или ланцетной (рис. 3 и 4), а также эллиптической (рис. 5) и редко яйцевидной. Изменчивость листовой пластинки и других морфологических признаков у лохолистной груши представлена в табл. 1 и на рис. 6—8.

Наибольшую ширину в верхней трети листа имеет ограниченное число экземпляров, в нашей выборке всего 2. Эксцентриситет, равный 35—49%, имеют 153 экземпляра, эксцентриситет, равный 50—66%, —

87 экземпляров. Таким образом примерно две трети экземпляров имеют наибольшую ширину выше середины листовой пластинки, а одна треть ниже или в средней ее части.

Отношение длины листовой пластинки к ее ширине колеблется в пределах 1.2—3.8. Преобладают формы с соотношением меньше 2.5 — обратнояйцевидные, лопатчатые, эллиптические и яйцевидные. Соотношение 2.5—3.8 имеет меньшая часть форм с ланцетными и обратноланцетными листьями.



Рис. 1. *Pyrus elaegnifolia* Pall. с обратнояйцевидными листьями

Считается, что генеративные органы растений менее изменчивы, чем вегетативные. По мнению Ал. А. Федорова (1958), это положение, в общем правильное и предполагающее значительную консервативность признаков цветка, все же требует некоторого пересмотра.

У лохолистной груши Крыма в сильной степени варьируют диаметр цветка, длина и ширина лепестков, количество пестиков и тычинок. Нами наблюдалась махровость отдельных цветков и даже целых соцветий лохолистной груши, растущей в окрестности Карадагской биологической станции. Изменчивыми оказались также и признаки плода. Преобладают формы со сплюснутыми с полюсов плодами (рис. 9, *а*), у которых ширина плода превышает высоту. Значительно реже встречается округлая (рис. 9, *б*) и редко — грушевидная (рис. 9, *в*) формы. Весьма вариабельным признаком является длина плодоножки.

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость морфологических признаков у *Pyrus elaeagnifolia*

Признак	Амплитуда изменчивости (в мм)	$M \pm m$	V
Диаметр венчика	15—37	24.94±0.31	17.9
Длина лепестка	7—20	13.84±0.17	16.9
Ширина лепестка	5—15	10.88±0.13	17.1
Длина цветоножки	6—35	25.25±0.52	29.0
Количество тычинок	11—40	25.34±0.41	22.2
Количество пестиков	3—7	5.49±0.05	13.1
Высота плода	14—35	29.35±0.25	14.45
Ширина плода	16—41	30.67±0.28	15.60
Отношение длины плода к его ширине	0.6—1.2	0.78±0.01	10.3
Длина плодоножки	10—52	26.60±0.45	28.4
Длина листовой пластинки	29—77	48.56±0.59	19.2
Ширина листовой пластинки	13—38	25.73±0.30	18.23
Отношение длины листовой пластинки к ее ширине	1.2—3.8	3.02±0.03	14.8
Длина черешка	3—36	19.67±0.36	29.1
Эксцентриситет	0.3—0.66	—	—

Был проведен анализ образцов пыльцы из разных экологических условий. Оказалось, что большинство образцов имеют хорошо выполненную, довольно однородную пыльцу (табл. 2). Наиболее крупные размеры имела пыльца в образцах, собранных из засушливых местообитаний в окрестностях Бахчисарая и Солнечногорского лесничества Алуштинского района; наименьшие — из более влажных местообитаний в окрестности с. Красная Слобода Белогорского района. На основании пыльцевого анализа можно предположить, что гибридизация с другими видами груши не имеет в Крыму большого распространения и что гибридные экземпляры встречаются довольно редко.

Известно, что диплоиды отличаются от полиплоидов по размерам пыльцевых зерен и замыкающих клеток устьиц. По данным В. А. Рыбина

ТАБЛИЦА 2

Количество стерильной пыльцы и размеры пыльцевых зерен у *Pyrus elaeagnifolia*

Местообитание	Количество стерильной пыльцы (в %)	Средний размер пыльцы (в мкм)
Склон у спуска в долину Ласпи	3.19	29.32±0.67
	4.49	30.00±1.66
	6.97	30.76±0.99
	2.47	33.84±0.49
Окрестности Байдарских ворот	3.84	29.64±0.75
	14.41	29.04±0.66
	7.86	30.12±0.69
Западнее Бахчисарая	17.60	32.43±0.85
	0.00	36.20±0.48
	12.50	34.37±0.86
	0.00	35.90±0.70
Окрестности Солнечногорского лесничества	5.12	29.78±0.72
	0.53	33.08±0.53
	00.0	32.56±0.66
	13.03	31.04±0.63
Западнее Морского	3.54	28.48±0.69
Между Морским и Приветным	0.00	33.32±0.75
Севернее с. Кр. Слобода Белогорского р-на	11.40	27.66±0.87
	6.00	27.24±0.58
	4.71	27.60±0.80
Карадаг, южный перевал	0.00	29.20±0.72

(1967), размеры пыльцы тетраплоида и диплоида имеют отношение 1.3 : 1. Поэтому можно было предположить, что образцы лохолистной груши из окрестностей Бахчисарая и Солнечногорского лесничества имеют повы-



Рис. 2. *Pyrus elaeagnifolia* Pall. с лопатчатыми листьями

шенную плоидность. Для проверки этого предположения были определены также средние размеры длины и ширины замыкающих клеток устьиц у образцов из тех же местообитаний (табл. 3).

Как видно из таблицы, размеры устьиц колеблются в пределах: длина — 1.10—1.45 мкм, ширина — 0.41—0.64 мкм. Соотношение наибольшей

ТАБЛИЦА 3

Размеры устьиц у *Pyrus elaeagnifolia*

Местообитание	Среднее число устьиц на 1 см^2	Средняя длина замыкающих клеток (в мкм)	Средняя ширина замыкающих клеток (в мкм)
Окрестности Солнечногорского лесничества	11.40	1.10±0.07	0.47±0.04
	12.18	1.37±0.09	0.64±0.09
Западнее Бахчисарая	21.90	1.31±0.03	0.41±0.03
Между Морским и Приветным	13.02	1.37±0.08	0.46±0.03
	13.70	1.40±0.06	0.44±0.03
	13.30	1.27±0.07	0.46±0.02
	16.70	1.18±0.04	0.44±0.02
Карадаг	23.20	1.45±0.07	0.50±0.03



Рис. 3. *Pyrus elaeagnifolia* Pall. с обратноланцетными листьями



Рис. 4. *Pyrus elaeagnifolia* Pall. с ланцетными листьями

и наименьшей величин равно 1.3, что также указывает на возможность повышенной плоидности у образцов из окрестностей Солнечногорского лесничества, Морского и Карадага. Однако цитологический анализ не



Рис. 5. *Pyrus elaeagnifolia* Pall. с эллиптическими листьями

подтвердил предположений о повышенной плоидности бахчисарайских и солнечногорских образцов. Число хромосом у всех исследованных образцов оказалось 2n=34, что согласуется с данными Рыбина (1967).

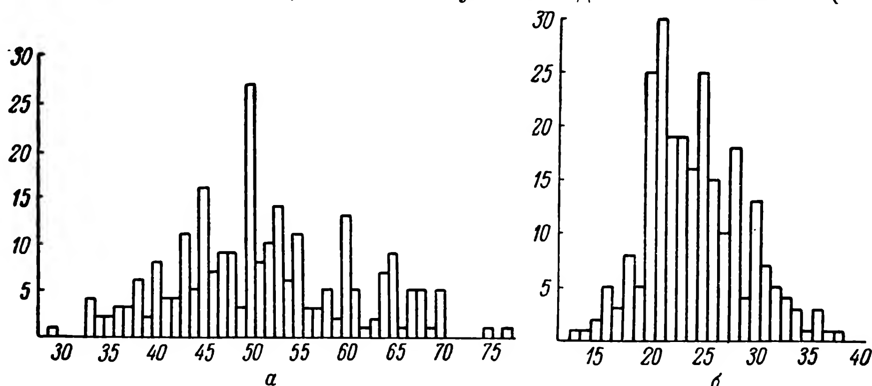


Рис. 6. Амплитуда изменчивости длины и ширины листовой пластинки

а — ширина; *б* — длина; *по оси ординат* — число экземпляров; *по оси абсцисс* — числовое значение признака в миллиметрах

В литературе нет единого мнения относительно общего ареала *Pyrus elaeagnifolia*. Декэн (Decaisne, 1858) приводит для этого вида следующий ареал: Херсонес Таврический, Малая Азия, Грузия. Он также указывает, что Габлицль наблюдал ее в Азербайджане между Баку и Кубой.

Ю. Н. Воронов (1925), подробно разбирая историю изучения этого вида, приходит к выводу, что груша лохолистная чужда флоре Кавказа и должна быть из нее исключена. Ареал этого вида, по его мнению, ограничивается лишь Малой Азией, а в пределах русской флоры только Крымом. Г. В. Воинов (1928), следуя Воронову, приводит для нее ареал — Малая Азия, Армения и Крым. Все следующие флористы, изучавшие груши Кавказа: В. П. Малеев (1939), Г. А. Рубцов (1940), Ш. И. Кутателадзе (1947), А. А. Гроссгейм (1952), Ан. А. Федоров (1954) — отрицали наличие груши лохолистной на Кавказе. Хаек (Hayek, 1927) приводит ее для Болгарии и Румынии. Подтверждают наличие ее в Болгарии Стоянов и Стефанов (1948). Ш. И. Кутателадзе и М. Ф. Сахокия (1967) высказали сомнение по поводу наличия груши лохолистной в Болгарии и указали для нее особый новый вид *Pyrus bulgarica* Kuthath. et Sachok.

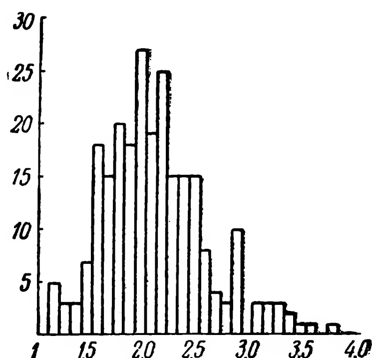


Рис. 7. Амплитуда изменчивости отношения длины листовой пластинки к ее ширине

По оси ординат — число экземпляров; *по оси абсцисс* — числовое значение признака

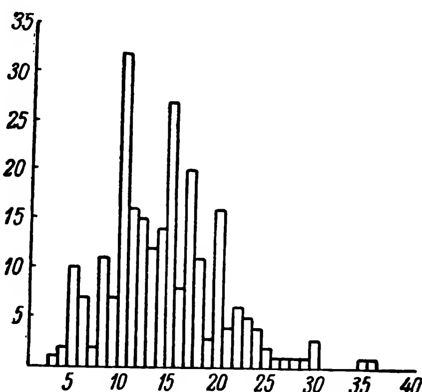


Рис. 8. Амплитуда изменчивости длины черешка

По оси ординат — число экземпляров; *по оси абсцисс* — числовое значение признака в миллиметрах

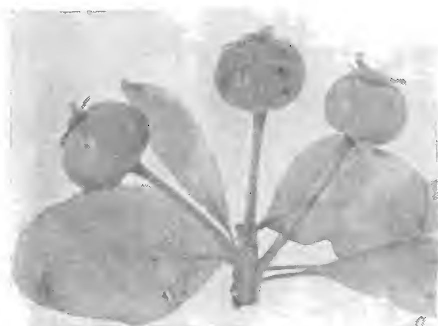






Рис. 9. Плоды *Pyrus elaeagnifolia* Pall. сплюснуто-округлой (*а*), округлой (*б*) и грушевидной формы (*в*)

В Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде имеются гербарные образцы с Кавказа, ранее определявшиеся как *Pyrus elaeagnifolia* Pall.

ТАБЛИЦА 4

Сравнительная характеристика *Pyrus elaeagnifolia* и кавказских видов груш

Признаки	*Pyrus takhtadzhianii* Fed. (Флора Кавказа, 1952)	*Pyrus georgica* Kuthath. (Флора Кавказа, 1952)	*Pyrus medvedevii* Rubtz. (Флора Кавказа, 1952)	*Pyrus elaeagnifolia* Pall. (Флора СССР, 1939)
Жизненная форма	Дерево	Дерево, кустарник 3—9 м	Дерево 10—12 м	Дерево, кустарник 2—15 м
Кора	Серая	Серая	Серая	Серая
Ветви	Колючие	Колючие	С немногими колючками	С колючками или без них
Листья	Яйцевидные, ромбические или эллиптические	Эллиптически-ланцетные или яйцевидно-ланцетные с наибольшей шириной посередине или ниже	Обратноланцетные, в верхней части наиболее расширенные	Широколанцетные, обратноовальные или лопатчатые с наибольшей шириной в верхней трети
Размер листьев	—	5—10 см дл., 1.5—3 см шир.	9—11 см дл., 3—4 см шир.	3.5—8 см дл., 2—4 см шир.
Вершина листа	Тупая или острая	Оттянута в острую верхушку	Острая	Немного оттянутая или заостренная с небольшим острием
Основание листа	Клиновидное, внезапно или явственно переходящее в черешок	Клиновидно-суженное	Сильно оттянутое	Закругленное или оттянутое
Опушение листа	Сверху слабопушистое снизу по краю и жилкам серовойлочное	Густо-серовойлочное с обеих сторон, с верхней почти исчезающее	Листья сверху слабоопушенные или голые, снизу белоопушенные	Листья густо-серовато-бело-мохнатые, с частично исчезающим с верхней стороны опушением
Край листа	—	Целый	Целый	Целый или неяснозубчатый,
Черешок	Короче пластинки	1.5—4.5 см дл.	2.5—3 см дл.	3—4 см дл.
Плоды	Грушевидные	Шаровидные или грушевидно-шаровидные	Грушевидные мелкие	От грушевидных до сплюснуто-округлых
Размер плода	Крупный	1.7—3.6 см в диаметре	2—3 см в диаметре	До 3 см в диаметре
Плодоножка	Равна плоду	Толстоватая, 1.5—4 мм	Длинная	—
Соцветие	—	4—10 цветковое	—	Многоцветковое
Цвет плода	—	Зеленый с бурым налетом	Зеленый	Желто-зеленый, иногда краснеющий
Цветоножки	—	—	—	1.5—2 см дл.
Цветки	—	—	—	Мельче, чем у груши обыкновенной
Лепестки	—	—	—	Белые с розовым оттенком, 1.2 см дл., 0.8 см шир.
Ноготок	—	—	—	Короткий, пушистый
Доли чашечки	—	—	—	Густоопушенные, ланцетные, при плодах более или менее торчащие

Я. С. Медведевым и некоторыми другими ботаниками. В большинстве случаев они переопределены как гибриды *P. salicifolia*×*P. caucasica*.

Среди материала *P. georgica* Kuthath. имеются образцы, очень похожие на крымскую лохолистную грушу. Это гербарные образцы Я. С. Медведева, собранные 5 VI 1909 в окрестностях Боржоми, Алексеенко, собранные 24 VII 1900 на горе Роопы, а также 27 VII 1903 в районе Ольгинского поселка близ Тбилиси.

Среди очень скудного гербарного материала *P. medvedevii* Rubtz. имеются также образцы, почти неотличимые от крымской груши лохолистной. Это сборы: Е. Мордак, 20 IV 1966, Армения, Вединский район, урочище Хосров; Тамамшян и Денисовой, 15 VII 1954, Нахичевансая АССР, Шахбузский район, Будальмы.

Часть армянских образцов, ранее определявшихся как *Pyrus elaeagnifolia* Pall., в настоящее время включается в состав *P. takhtadzhianii* Fed.

Все выше изложенное говорит о том, что на Кавказе имеются формы, весьма близкие к крымской лохолистной груше, которые, как нам кажется, без достаточного основания идентифицируются в качестве гибридов *P. salicifolia*×*P. caucasica* или смешиваются с тремя вышеуказанными видами.

Из табл. 4 видно, что нет ни одного признака, который бы достоверно различал вышеназванные виды друг от друга, кроме признака листовой пластинки.

Наши исследования показали, что форма листовой пластинки у лохолистной груши в Крыму проявляет большую изменчивость. Здесь встречаются груши с яйцевидными и эллиптическими листьями, как у *P. takhtadzhianii*; с эллиптически-ланцетными, как у *P. georgica*, и с обратнолацентными, как у *P. medvedevii*.

Можно предположить, что *Pyrus elaeagnifolia* раньше имела более широкий географический ареал, который охватывал Крым, Кавказ, Малую Азию и Балканский полуостров. В настоящее время от этого обширного ареала сохранились лишь отдельные участки в Крыму, Грузии, Армении, Азербайджане и Болгарии. Эти популяции, в настоящее время изолированные в пределах указанных участков ареала, проявляют свойственную им параллельную изменчивость (Вавилов, 1966), фиксируемую в последнее время на уровне самостоятельных видов (географических рас).

В Крыму эти три формы не имеют какой-либо экологической и географической локализации. Все они растут совместно в одних и тех же местообитаниях. Вероятно, они переопыляются между собой и дают плодовитое потомство.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1966). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избр. соч. — Васильев В. Ф. (1932). Обзор диких и одичалых плодовых деревьев и кустарников Крыма. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 8, 1.— Воинов Г. В. (1928). *Pyrus elaeagnifolia* Pall. и ее значение для Крыма. Зап. Гос. Никитск. опытн. бот. сада, X, 1—4. — Воронов Ю. Н. (1925). Материалы к познанию диких груш *Pyrus* s. str. Кавказского края. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XIV, 3. — Гроссгейм А. А. (1952). Флора Кавказа, V. — Косых В. М. (1967). Дикорастущие плодовые породы Крыма. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных. Тр. БИН АН СССР, сер. I. Флора и систематика высших растений, 7. — Кутателадзе Ш. И. (1947). Дикорастущие груши Грузии. Тр. Тбилисск. бот. инст., XI. — Кутателадзе Ш. И., М. Ф. Сахокия. (1967). Новый вид рода *Pyrus* L. из Болгарии. Заметки по систем. и геогр. раст. АН Груз. ССР, 26. — Малеев В. П. (1939). Род *Pyrus* L. Флора СССР, IX. — Меницкий Ю. Л. (1966). К систематике кавказских робуроидных дубов цикла *Pedunculatae*. I. *Quercus pedunculiflora* C. Koch. Бот. ж., 51, 9. — Навашин М. С. (1936). Методика цитологических исследований для селекционных целей. — Рубцов Г. А. (1940). Происхождение и эволюция культурной груши. ДАН СССР. XXVIII, 4. — Рубцов Н. И., И. Н. Котова, Л. В. Махаева. (1966). Растительный покров Крыма. В кн.: Ресурсы поверхностных вод СССР, VI, 4. — Рыбин В. А. (1967). Цитологический метод в селекции плодовых. — Свешникова И. Н. (1955). К методике исследования эпидермиса и кутикул ископаемых и современных хвойных. Бот. ж., 40, 4. — Смирнов Ю. А. (1968). Ускоренный метод исследования хромосом плодовых. Цитология, 10, 12. — Стоянов Н. и Б. Стефанов. (1948). Флора на България. — Федоров Ал. А. (1958). Терато-

генез и его значение для формо- и видообразования у растений. В кн.: Проблема вида в ботанике, 1. — Федоров Ан. А. (1954). Род *Pyrus* L. В кн.: Деревья и кустарники СССР, III. — Чернова Н. М. (1951). Растительный покров западных яйл Крыма и их хозяйственное использование. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, XXV, 3. — Decaisne J. (1858). Le Jardin Fruitier du museum, 1. — Hayek A. (1927). Prodromus Florae peninsulae Balcanicae, 1.

Государственный
Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

(Получено 17 III 1971).

УДК 582 : 581.8 : 582.998

Д. Нинова

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВАСИЛЬКОВ БОЛГАРИИ. I. ЭПИДЕРМА И УСТЬИЧНЫЙ АППАРАТ

D. NINOVA. COMPARATIVE-ANATOMICAL STUDY OF *CENTAUREA* SPP. IN BULGARIA. I. THE EPIDERM AND THE STOMATIC APPARATUS

Дано описание эпидермы листа 35 видов рода *Centaurea* флоры Болгарии. Устьичный аппарат васильков относится к аномоцитному или анизоцитному типу. В некоторых секциях рода преобладает аномоцитный тип, тогда как для других характерен анизоцитный тип. Выявлены также такие признаки, как число устьиц, их размер, форма покровных клеток эпидермы и их число на единицу поверхности. Комбинации этих признаков часто характеризуют собой отдельные секции, группы видов или отдельные виды и, следовательно, имеют таксономическую ценность.

Род *Centaurea* давно уже привлекает внимание исследователей как по своему положению в системе семейства сложноцветных, так и в связи с хозяйственным значением его представителей, включающих сорные, медоносные и лекарственные виды. Трудности, возникающие при определении видов рода по признакам внешней морфологии (среди которых основными являются признаки обертки), а также стремление раскрыть эволюционные связи в пределах рода *Centaurea* побудили ряд ботаников привлечь к разрешению вопросов таксономии васильков палинологические (Wagentz, 1955) и кариологические (Guinochet et Foissak, 1962) данные. Вместе с тем сколько-нибудь полных данных по анатомии представителей рода мы не имеем, за исключением сведений, приведенных в обширной монографии Ж. Брикэ, посвященной василькам Приморских Альп (Briquet, 1902). Нет сомнения, однако, что сравнительно-анатомический анализ васильков мог бы дать интересные данные по систематике этой важной группы сложноцветных. Поэтому, по предложению А. Л. Тахтаджяна, мы провели анатомическое исследование видов *Centaurea*, представленных во флоре Болгарии. Общее руководство работой осуществлял А. А. Яценко-Хмелевский. В настоящем сообщении мы излагаем данные, полученные при стоматографическом исследовании болгарских васильков, а также некоторые данные по строению эпидермы в целом.

В Болгарии произрастает 37 видов васильков, из которых 6 видов являются болгарскими эндемами (Kocev et Gancev, 1968).

Материал исследования мы собирали в Болгарии в 1968—1971 гг. в различных местонахождениях. Помимо живых растений, фиксированных на месте в 70%-м этиловом спирте, нами использовались в отдельных случаях гербарные образцы прежде всего из Болгарии, но также из СССР, Италии, Франции и ряда сопредельных с Болгарией стран. Всего было исследовано 35 видов (см. таблицу) из 125 местонахождений.

Хотя признаки эпидермы довольно часто используются в сравнительно-анатомических исследованиях, до сих пор нет единого мнения о таксономическом значении некоторых показателей. В частности, некоторые авторы считают размеры и число устьиц на 1 мм^2, а также размеры и

Анатомические признаки эпидермы листа видов *Centaurea* из Болгарии

Секция	Вид	Устьица верхней эпидермы				Клетки верхней эпидермы		
		тип устьичного аппарата	расположение устьичного аппарата	размер мкм (длина/ширина)	число на 1м²	форма	изогнутость стенок	число покровных клеток на 1 мм²
Centaurium	*C. amplifolia* Boiss. et Heldr.	АНМ—АНЗ	ГС	32.2—33.2/22.7—24.6	25—75	Элл.	+	445—540
	C. triumfettii All.	АНМ	АС	28.3—28.5/20.8—24.0	100—120	Окр.	+	1020—1100
	C. achtarovii Urum.	АНЗ—АНМ	ГС	28.0—33.5/19.4—24.9	25—50	»	+	500—575
Cyanus	*C. pseudoaxillaris* Stef. et Georg.	АНМ—АНЗ	ГС	34.1—34.8/25.5—26.2	130—140	Мног.	+	630—700
	C. napulifera Rochel	АНМ	ГС—АС	28.3—34.6/20.7—27.0	70—105	»	+	830—890
	C. thirhei Sch. Bip.	АНМ	ГС	29.2—32.4/22.7—25.9	25—50	Окр.	+	500—525
	C. depressa M. B.	АНМ—АНЗ	АС	24.4—24.7/18.4—19.6	140—150	Мног.	—	980—1000
	C. cyanus L.	АНМ	АС—ГС	27.3—33.3/19.4—23.9	75—137	Окр., элл.	+	505—900
Acrocentron	*C. stereophylla* Bess.	АНЗ	АС	27.8—33.1/23.1—24.6	105—135	Мног.	+	705—755
	C. rupestris L.	АНЗ	АС	29.7—33.0/21.4—24.2	90—95	»	—	665—770
	C. scabiosa L.	АНЗ—АНМ	АС—ГС	27.0—32.4/21.6—22.9	165—195	»	—	975—1380
	C. kotschyana Heuff.	АНМ—АНЗ	АС	34.4—38.0/26.1—27.0	70—90	Мног., окр.	+	470—640
	C. orientalis L.	АНЗ	АС—ГС	30.0—34.3/23.1—26.9	95—195	Мног.	—	740—995
	C. salonitana Vis.	АНЗ	АС—ГС	26.7—32.0/19.2—24.0	100—180	»	+	610—1100
	C. mannagettae Podp.	АНЗ	АС	32.4—33.2/25.7—26.0	95—100	»	—	455—657
Acrolophus	*C. rutifolia* Sibth. et Gm.	АНМ—АНЗ	ГС	22.4—24.7/16.8—19.6	60—120	»	+	1200—1400
	C. affinis Friv.	АНМ	ГС	27.1—27.2/19.6—20.3	80—90	»	—	1100—1400
	C. stoebe L.	АНМ	АС—ГС	23.4—27.8/17.9—20.7	30—175	»	+	875—1480
	C. arenaria M. B.	АНМ	АС	24.6—32.0/19.8—22.5	125—165	»	+	1055—1475
	C. inermis Vel.	АНЗ—АНМ	ГС—АС	21.6—24.9/20.1—21.8	75—125	»	—	1100—1480
	C. gracilenta Vel.	АНМ—АНЗ	АС	20.5—29.2/18.2—22.0	135—175	»	—	860—1875
	C. tenuiflora DC.	АНЗ—АНМ	АС	22.3—22.7/18.6—19.1	100—120	»	+	1530—1600
	C. diffusa Lam.	АНМ	ГС—АС	22.0—27.6/17.7—23.5	115—240	»	—	1110—1530
Phalolepis	*C. splendens* L.	АНМ	АС—ГС	21.8—25.1/19.6—19.9	150—230	»	+	1280—1660
Jacea	*C. jacea* L.	АНМ—АНЗ	ГС	27.6—39.1/22.5—29.6	40—105	Мног., окр.	+	470—1050
	C. dudia Suter	АНМ—АНЗ	ГС	29.2—34.3/21.8—26.8	30—60	Мног., окр., элл.	+	510—780
	C. phrygia L.	АНМ—АНЗ	ГС	24.1—38.4/19.4—27.0	30—105	То же	+	375—1200
	C. C. nervosa Willd.	АНЗ—АНМ	ГС	34.8—37.2/26.4—27.6	35—45	Окр., элл.	+	400—540
	C. C. kerneriana Janka	АНМ—АНЗ	ГС	32.0—33.3/21.3—28.3	60—85	Мног.	+	680—1000
	C. parilica Stoj. et Stef.	АНМ—АНЗ	ГС—АС	34.8—35.2/23.4—26.4	130—145	Элл.	+	900—970
Psephellus	*C. marschalliana* Spreng.	АНМ—АНЗ	ГС	26.7—31.9/22.9—26.1	85—115	Мног.	+	810—860
Mesocentron	*C. solstitialis* L.	АНЗ—АНМ	АС	19.2—20.5/14.4—16.4	200—240	»	+	1430—1725
	C. calcitrapa L.	АНМ—АНЗ	ГС	24.0—28.5/17.7—20.3	115—155	Мног., окр., элл.	+	695—875
Microlophus	*C. thracica* Hayck	АНМ—АНЗ	ГС	25.5—26.3/19.4—20.5	95—150	То же	+	695—850
	C. kamciensis Koc. et Gan.	АНЗ—АНМ	ГС	26.9—29.2/20.5—23.8	50—100	Окр.	+	650—900

Примечание. АНМ — аномоцитный тип, АНЗ — анизоцитный; АС — амфистоматический лист, ГС — гипостоматический; форма клеток: элл. — эллиптическая, окр. — округлая, мног. — многоугольная; плюс — стенки клеток изогнутые, минус — стенки неизогнутые.

число покровных клеток надежным признаком для диагностики (Романович, 1960; Туманян, 1965), тогда как другие рассматривают их как весьма лабильные, варьирующие в зависимости от условий обитания. Мы полагаем, что сама изменчивость является видовым признаком и поэтому поставили своей целью проследить за пластичностью признаков строения эпидермы у исследованных нами видов.

Тип устьичного аппарата

Типам устьичного аппарата в настоящее время придается большое таксономическое и эволюционное значение, так как этот признак отличается высокой стабильностью и почти не изменяется в различных экологических условиях. У всех исследованных видов рода *Centaurea* отмечено наличие только двух типов устьичного аппарата — аномоцитного (беспорядочноклетного) и анизоцитного (неравномерноклетного). Относительно немногие виды характеризуются присутствием только одного типа устьичного аппарата, для большинства же видов характерно наличие на одном и том же листе (и даже на одном и том же препарате) обоих типов, причем иногда преобладает аномоцитный, а иногда анизоцитный. В приводимой таблице это выражено порядком расположения символов: АНЗ—АНМ — преобладает анизоцитный тип, АНМ—АНЗ — преобладает аномоцитный тип. Признак этот обладает высокой стабильностью, практически не варьирует в пределах вида и имеет определенное таксономическое значение; так, например, почти все болгарские виды секции *Acrocentron* относятся к анизоцитному типу, тогда как в секции *Cyanus* большинство видов имеет устьичный аппарат аномоцитного типа.

Топография устьичного аппарата

Расположение устьиц на поверхности листа равномерно рассеянное (Свешникова, 1970), но у некоторых видов (*C. calcitrapa* и *C. splendens*) довольно обычны «устьица-близнецы». Листья амфистоматические или гипостоматические, реже наблюдается тенденция к увеличению числа устьиц на верхней эпидерме. Размеры устьиц (длина и ширина) значительно варьируют не только у образцов из разных местонахождений, но даже в пределах одного растения или одного листа. Тем не менее размер устьиц может иметь и диагностическое значение. Так, например, если провести разграничительную линию по длине устьица в 28 мкм, то все виды секции *Acrolophus* оказываются ниже этой линии, а все виды секции *Acrocentron* — выше (см. таблицу). Исключения здесь редки и, как правило, связаны с особенностями местообитания. Число устьиц на единицу поверхности листа (на 1 мм^2) у большей части видов варьирует в очень широких пределах в зависимости от условий местообитания. Но при всем разнообразии местонахождений число устьиц на верхней эпидерме у *C. jacea* и *C. phrygia* не превышает 105 на 1 мм^2, у *C. scabiosa* находится в пределах 165—195, а у *C. solistitialis* в пределах 200—240. Эти различия достаточно отчетливы, чтобы быть использованными при составлении определителя видов болгарских васильков по анатомическим признакам.

Форма и число покровных клеток эпидермы

Стенки покровных клеток исследованных видов изогнутые или прямолинейные; форма клеток многоугольная, округлая, эллиптическая, реже неправильная, иногда переходная между этими типами. Обычно стенки клеток нижней эпидермы более изогнуты, чем у клеток верхней, но в некоторых случаях (*C. arenaria*) наблюдается обратная зависимость или же обе эпидермы не отличаются друг от друга по этому признаку. У ряда видов (*C. calcitrapa*, *C. dubia*, *C. jacea*, *C. nervosa*, *C. phrygia*) форма клеток весьма изменчива, тогда как у других (*C. inermis*, *C. rumelica*, *S. scabiosa*) этот признак весьма константен.

Число покровных клеток на 1 мм^2 у разных видов варьирует в различной степени. Так, у *C. phrygia* число их колеблется от 500 до 1200, у *C. jacea* — от 500 до 1100; эта амплитуда меньше у *C. scabiosa* — 1000—1300 и у *C. splendens* — 1300—1600, иногда она совсем невелика (у *C. nervosa* — 400—500, у *C. napulifera* — 830—890). Для некоторых секций число покровных клеток на 1 мм^2 в какой-то мере является таксономическим признаком. Так, у всех видов секции *Jacea* (за исключением одного местонахождения *C. phrygia*) на верхней эпидерме не бывает больше 1100 покровных клеток на 1 мм^2, тогда как у видов секции *Acrolophus* число клеток никогда не ниже этой величины.

Различия между нижней и верхней эпидермой в значительной степени связаны с положением листа. Поэтому у *C. depressa*, *C. gracilenta* и *C. stoebe* обе эпидермы почти не отличаются друг от друга, тогда как у *C. jacea*, *C. phrygia*, *C. pseudoaxillaris* и *C. thirkei* различие может быть отмечено по всем признакам; остальные виды в этом отношении занимают промежуточное положение и верхняя эпидерма отличается у них от нижней по одному или нескольким показателям.

Степень константности признаков (кроме типа устьичного аппарата, отличающегося, как уже указывалось, очень высоким постоянством) характеризуется различиями по тем или иным признакам у одних и тех же видов в разных местообитаниях. Константность признаков различна у разных видов. Так, *C. depressa*, *C. pseudoaxillaris*, *C. rupestris*, *C. tenuifolia* и *C. triumfettii* характеризуются малой вариабельностью признаков эпидермы, а *C. jacea*, *C. phrygia* и *C. stoebe* отличаются значительной изменчивостью ее признаков. Наиболее изменчивы количественные показатели, сравнительно мало изменяется форма клеток эпидермы.

Подводя итоги нашему исследованию, можно констатировать, что признаки эпидермы у видов рода *Centaurea* безусловно имеют таксономическую ценность и не только характеризуют отдельные виды, но часто позволяют отличать отдельные секции. При этом некоторые секции (например, секция *Acrocentron*) весьма однообразны по признакам эпидермы, тогда как в пределах других секций мы видим относительно большой размах варьирования отдельных признаков.

ЛИТЕРАТУРА

Р о м а н о в и ч Е. А. (1960). Особенности анатомического строения эпидермиса листа у представителей семейства *Solanaceae*. Бот. ж., 45, 2. — С в е ш н и к о в а И. Н. (1970). О терминологии эпидермы листа современных и ископаемых хвойных. Бот. ж., 55, 4. — Т у м а н я н С. А. (1965). Строение черешка у травянистых форм семейства барбарисовых. Бюлл. Гл. бот. сада, 58. — B r i q u e t J. (1902). Monographie des Centaurées de Alpes maritimes. — G u i n o c h e t M. et J. F o i s s a c. (1962). Sur les Caryotypes de quelques especes du genre *Centaurea* L. et leur signification taxonomique. Revue Cytol. et Biol. vegetales, XXV. — K o c e v H., S. G a n c e v. (1968). *Centaurea kamciensis* — new *Centaurea* species from Eastern Balkan mountain region. Докл. Болг. акад. наук, 21, 2. — W a g e n t z G. (1955). Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. Flora, 142.

Высший педагогический институт
им. Паисия Хилендарского,
г. Пловдив,
Болгария.

(Получено 6 II 1973).

УДК 58.036 : 581.132 : 582.272

А. Р. Гринталь

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА *LAMINARIA SACCHARINA* (L.) LAM.

A. R. GRINTAL. THE EFFECT OF TEMPERATURE ON THE INTENSITY OF PHOTOSYNTHESIS IN *LAMINARIA SACCHARINA* (L.) LAM.

У бурой водоросли *Laminaria saccharina*, растущей в верхней части сублиторальной зоны побережья Баренцева моря, изучена зависимость фотосинтеза от температуры методом Винклера при постоянной освещенности 5 клк. Опыты проведены в лабораторных условиях в разные сезоны года. Оказалось, что у *L. saccharina* фотосинтез происходит при температурах от нуля до 30° во все сезоны года. Оптимальной для фотосинтеза во все сезоны была температура 20°. Смещения оптимума фотосинтеза на протяжении сезонного цикла развития водоросли не наблюдалось. Максимальные значения интенсивности фотосинтеза ламинарии на различных этапах цикла ее сезонного развития зависят от физиологического состояния растения.

Морские водоросли Баренцева моря относятся к видам, адаптированным к холоду. Район Восточного Мурмана, расположенный на 69° с. ш., характеризуется продолжительной зимой и коротким летом. Нордкапская ветвь теплого течения Гольфстрим, приходящая из Атлантики, несколько смягчает суровость климата побережья. В районе наших исследований температура воды в прибрежной зоне имеет небольшую амплитуду колебаний в течение года: от —1.5° зимой до 10° летом (по данным гидрометеостанции «Дальнезеленецкая» за 1966—1970 гг.).

Бурая водоросль *Laminaria saccharina* (L.) Lam. занимает довольно обширный ареал на земном шаре, где находится в различных условиях температуры, освещенности, солености и пр. Она распространена в сублиторальной зоне северной части Атлантического океана (у берегов Америки, Англии, Норвегии, Франции), в Северном Ледовитом океане (в Баренцевом, Белом, Карском и Чукотском морях), а также в северной части Тихого океана.

L. saccharina — многолетнее растение, растущее на глубинах до 10 м, иногда до 15 м. Экология этого вида изучена нами ранее (Гринталь, 1967). Возраст *L. saccharina* на побережье Мурмана достигает 6—8 лет (по Кузнецову, 1960). Однако пластина ламинарии каждый год сбрасывается и заменяется новой.

Общие запасы ламинариевых водорослей на Мурманском побережье по подсчетам Е. И. Блиновой (1964) составляют 155 тыс. т сырого веса.

Исследования влияния температуры на скорость фотосинтеза морских водорослей проводились в различных морях (Kniep, 1914; Harder, 1915, 1925; Kylin, 1917; Ehrke, 1931, 1934; Lampe, 1935; Montfort, 1935; Biebl, 1939; Montfort и др., 1955, 1957, и др.). В результате этих исследований было показано, что морские водоросли литоральной и сублиторальной зон имеют различные скорости фотосинтеза, различные температурные пределы этого процесса и разный уровень его компенсационного пункта.

На Мурманском побережье Баренцева моря, за исключением работ З. П. Тиховской (1940, 1960), еще не было детальных исследований влияния температуры на фотосинтез водорослей макрофитов. Целью наших исследований было выяснение влияния различной температуры (ее прямого действия) на скорость фотосинтеза ламинарии в разные сезоны года и определение оптимальных температурных условий этого процесса.

Методика

Для опытов мы брали растения из верхнего горизонта сублиторальной зоны. Исследования проводились в лаборатории. Всего было поставлено 166 опытов в различные сезоны года: в январе, апреле—мае, июле—августе и в октябре 1970—1971 гг. Фотосинтез определяли по интенсивности выделения кислорода методом Винклера в диапазоне температур от нуля

до 30° (с интервалом в 5°). Источником постоянного освещения служили люминесцентные лампы дневного света (ЛБ-80). Время экспозиции во всех опытах было 30 мин., освещенность 5 клк ($5 \cdot 10^3$ лк). Ранее нами было показано, что эта величина освещенности является насыщающей для фотосинтеза *L. saccharina*. Фотосинтез измеряли у растений 1.5—2-летнего возраста. Предварительно экспериментально была подобрана площадь кусочка таллома в 10 см^2, при которой интенсивность фотосинтеза не снижалась продолжительное время (см. табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность фотосинтеза *Laminaria saccharina* в зависимости от веса и площади взятого материала при различной температуре и освещенности 5 клк

Сырой вес (в г)	Сухой вес (в г)	Площадь (в см^2)	Интенсивность фотосинтеза			Время года
			в мг O_2/г сырого веса в час	в мг O_2/г сухого веса в час	в мг O_2/дм^2 в час	
При температуре 5°						
0.14—0.24	0.02	6	0.26±0.03	2.4±0.32	0.85±0.09	Март 1971 г.
0.14—0.30	0.02—0.03	8	0.24±0.04	2.1±0.45	0.56±0.16	То же
0.26—0.60	0.03—0.06	10	0.26±0.06	2.1±0.37	0.78±0.07	» »
0.33—0.63	0.04—0.06	12	0.33±0.05	3.1±0.48	1.20±0.18	» »
При температуре 10°						
0.16—0.31	0.02—0.03	6	0.20±0.03	1.5±0.20	0.70±0.07	Январь 1971 г.
0.30—0.49	0.03—0.05	8	0.30±0.09	2.7±0.90	1.31±0.39	То же
0.32—0.79	0.04—0.09	10	0.31±0.09	2.2±0.68	1.4±0.22	» »
0.28—0.92	0.05—0.13	12	0.30±0.15	2.1±0.68	1.4±0.21	» »
0.31—0.66	0.04—0.08	14	0.20±0.09	1.4±0.71	0.5±0.21	» »

Как показывает табл. 1, увеличение площади кусочка таллома до 12 см в склянках объемом 120—130 мл еще не вызывает снижения скорости фотосинтеза.

Кроме того, при отработке методики нами было изучено влияние постоянного перемешивания воды в кристаллизаторе, где находились склянки с кусочками таллома, на интенсивность фотосинтеза ламинарии (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Влияние перемешивания воды на интенсивность фотосинтеза *Laminaria saccharina* при освещенности 5 клк и температуре 20°

Варианты	Интенсивность фотосинтеза		
	в мг O_2/г сырого веса в час	в мг O_2/г сухого веса в час	в мг O_2/дм^2 в час
Перемешивание воды . . .	1.16±0.23	12.9±2.31	3.5±1.52
Без перемешивания	0.95±0.23	11.0±2.03	2.3±0.25

При постоянном перемешивании воды в склянках (в течение 30 мин.) улучшается поступление кислорода к водорослям. Однако результаты опытов показали, что перемешивание воды почти не повышает скорости фотосинтеза. Поэтому все опыты были поставлены без постоянного перемешивания воды, но через каждые 15 мин. мы встряхивали и переворачивали склянки с растениями.

В результате статистической обработки результатов опытов по температурной адаптации фотосинтеза *L. saccharina* выяснилось, что при различных периодах времени и при разной температуре адаптация может протекать различно. На основе этих данных были выбраны зоны на временны́х кривых адаптации, в пределах которых интенсивность фотосинтеза оставалась постоянной. Результаты измерений интенсивности фотосинтеза, полученные в пределах зоны таких «плато», суммировались и выводилось среднее для каждой температуры. Каждое среднее значение интенсивности фотосинтеза вычисляли по данным 20 опытов. В расчеты не были включены данные, полученные без предварительной температурной адаптации к условиям поставленного опыта. Самый короткий период адаптации составлял 30 мин. (время экспозиции также было 30 мин.). Рассчитывались доверительные границы отклонений опытных величин (Рокицкий, 1961; Ашмарин и др., 1971).

Результаты и обсуждение

Данные изменений интенсивности фотосинтеза *Laminaria saccharina* в различные сезоны года, представленные на рис. 1, показывают, что в январе фотосинтез ламинарии отмечается уже при 0° (0.9 мг O_2/дм^2 в час). При изменении температуры от 0 до 5° она остается почти одинаковой. После 5° наблюдается постепенное увеличение интенсивности фотосинтеза при повышении температуры до 20°. Скорость фотосинтеза достигает максимума при 20° и составляет 2.7 мг O_2/дм^2 в час. При дальнейшем повышении температуры до 25° наблюдается постепенное уменьшение скорости фотосинтеза, а после 25° кривая круто падает; при температуре 30° ассимиляции CO_2 уже не наблюдается.

В мае при температуре 0° интенсивность фотосинтеза составляет 0.9 мг O_2/дм^2 в час. При изменении температуры от 0 до 5° наблюдается некоторое увеличение фотосинтеза. Медленный подъем интенсивности фотосинтеза мы видим от 0 до 15°, затем происходит более быстрый подъем до 20°. Скорость фотосинтеза при 20° составляет 3.25 мг O_2/дм^2 в час. После этого наблюдается спад интенсивности фотосинтеза при 25°, а затем температурная кривая фотосинтеза круто падает и при 30° ассимиляция прекращается.

В августе при 0° интенсивность фотосинтеза равна 0.43 мг O_2/дм^2 в час. При изменении температуры от 0 до 5° увеличения скорости ассимиляции CO_2 не наблюдается. При повышении температуры от 5 до 15° скорость фотосинтеза постепенно увеличивается, от 15 до 20° заметно более быстрое увеличение ассимиляции. При 20° скорость фотосинтеза составляет 2.15 мг O_2/дм^2 в час. При дальнейшем повышении температуры скорость фотосинтеза быстро снижается и при 30° ассимиляция не наблюдается.

В октябре при 0° скорость фотосинтеза равна 0.7 мг O_2/дм^2 в час. При изменении температуры от 0 до 10° заметного увеличения ассимиляции не наблюдается. При повышении температуры от 10 до 15° скорость фотосинтеза начинает быстро возрастать и при 20° достигает максимума — 3.1 мг O_2/дм^2 в час. Дальнейшее повышение температуры приводит к быстрому снижению скорости фотосинтеза и его полному прекращению при 30°.

На рис. 2, *А* представлены кривые зависимости скорости фотосинтеза от температуры (в пересчете на 1 г сырого веса в час). В январе, мае, августе и октябре при 0° отмечаются различные величины интенсивности фотосинтеза: 0.26 мг O_2/г сырого веса в час, 0.46, 0.11 и 0.15 соответственно. При повышении температуры от 0 до 5° увеличения скорости фотосинтеза почти не наблюдается. Заметное возрастание ассимиляции CO_2 во все сезоны года мы наблюдаем при повышении температуры от 5 до 15°. Более или менее резкий подъем фотосинтеза происходит при изменении температуры от 15 до 20°. Максимум скорости фотосинтеза во все сезоны года наблюдается при 20° и составляет в январе 1.4, в мае 1.5, в августе

0.73 и в октябре 0.61 мг O_2/г сырого веса в час. С повышением температуры от 20 до 25° скорость ассимиляции постепенно падает во все сезоны года, при более высокой температуре наблюдается быстрое снижение интенсивности фотосинтеза и при 30° фотосинтез не наблюдается.

На рис. 2, *Б* представлены кривые интенсивности фотосинтеза (в пересчете на 1 г сухого веса в час). В январе и мае скорость ассимиляции при 0° составила соответственно 2.6 и 4.1 мг O_2/г сухого веса. При изменении температуры от 0 до 5° не было заметного увеличения ассимиляции CO_2. Дальнейшее повышение температуры от 5 до 20° приводит к довольно быстрому увеличению интенсивности фотосинтеза. Ассимиляция достигла максимума при 20°, составив 11.6 в январе и 12.8 мг в мае. При повышении температуры до 25° интенсивность фотосинтеза постепенно снижается, а при дальнейшем ее повышении наблюдается резкое падение (как в январе, так и в мае) и затем полное прекращение фотосинтеза.

В августе и октябре температурные кривые фотосинтеза ламинарии почти совпадают. При 0° скорость ассимиляции в августе составляет 0.57, а в октябре 1.1 мг O_2/г сухого веса в час. При изменении температуры от нуля до 5° увеличения фотосинтеза не наблюдается. При повышении температуры от 5 до 20° происходит постепенный подъем ассимиляции. Максимальная скорость фотосинтеза при 20° составляет в августе 3.8, а в октябре 3.2 мг O_2. Затем наблюдается постепенное снижение ассимиляции при подъеме температуры до 25°, после чего кривая круто падает и при 30° фотосинтез не наблюдается.

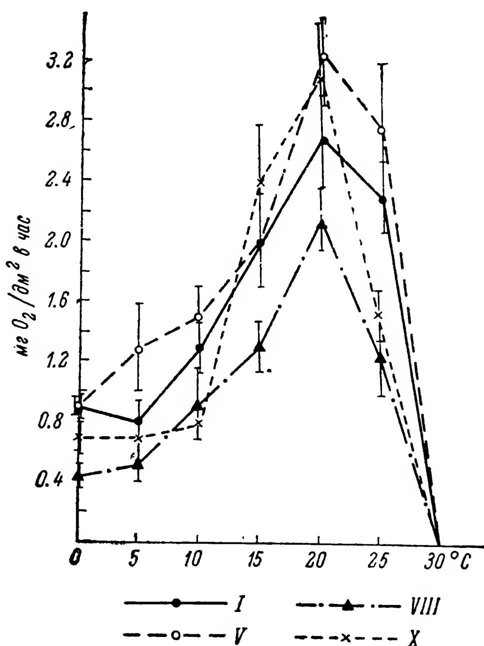


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза (на единицу поверхности) у *Laminaria saccharina* в зависимости от температуры при освещенности 5 клк

I, *V*, *VIII*, *X* — январь, май, август и октябрь

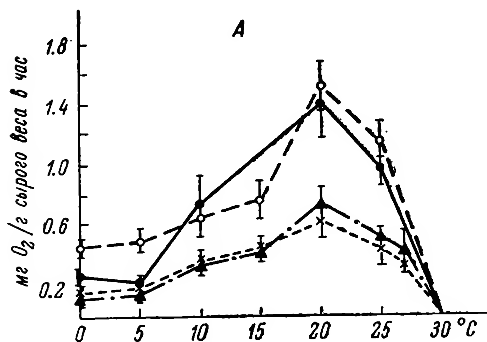
Полученные данные показывают, что для ламинарии во все сезоны года характерно наличие фотосинтеза при 0°. Графики, представленные на рис. 1 и 2, показывают, что наиболее высокая интенсивность ассимиляции при 0° наблюдается в мае. Это выявляется при пересчете как на сырой, так и на сухой вес. При расчете на 1 дм^2 поверхности интенсивность фотосинтеза в январе и мае оказалась близкой. При пересчете на сырой и сухой вес в январе ассимиляция была ниже, чем в мае. В августе и октябре интенсивность ассимиляции при 0° значительно ниже, чем в зимний период при всех способах пересчета. Эти вполне достоверные данные можно объяснить тем, что в январе и мае температура воды в море (рис. 3) на 4—7° ниже, чем в августе и октябре. Поэтому перенос водоросли из холодной морской воды в условия нулевой температуры не вызывает понижения ассимиляции. Перенос же растений из моря в воду с нулевой температурой в летний и осенний периоды вызывает понижение ассимиляции. По-видимому, летом чувствительность к низким температурам у ламинарии сильнее, чем зимой и весной.

Характерным для всех кривых во все сезоны года является значительно более постепенный подъем к максимуму по сравнению с более крутым падением, которое наблюдается в нисходящей части кривой при высоких температурах. При самых различных способах пересчета мы наблюдали

практически во всех случаях либо полное отсутствие подъема ассимиляции до 5°, либо он был незначительным (кривая для мая на рис. 1). Заметный подъем скорости фотосинтеза наблюдается при повышении температуры от 5 до 10° и еще более быстрое возрастание ее при температурах от 10 до 20°.

Во все сезоны года оптимум фотосинтеза был всегда при 20°. Таким образом, нам не удалось констатировать смещение положения оптимума по температурной шкале в различные периоды вегетации ламинарии. Снижение фотосинтеза при повышении температуры до 25° характеризуется различной степенью крутизны падения кривой в разные сезоны. Несоответствие температурного оптимума фотосинтеза температуре местообитания растений отмечалось и ранее (Рабинович, 1959) на примере диатомеи *Nitzschia closterium*; ее оптимум равен 27°, а температура местообитания колеблется от 8 до 12°.

Температурный оптимум фотосинтеза у ламинарии (20°) выше той температуры, при которой она живет в море (9—10° — максимальная температура летом). Поэтому высокая скорость фотосинтеза при 20° показывает приспособленность ламинарий к ассимиляции при разной температуре; по-видимому, она обусловлена их наследственными свойствами и соответствует широкому ареалу этих растений.



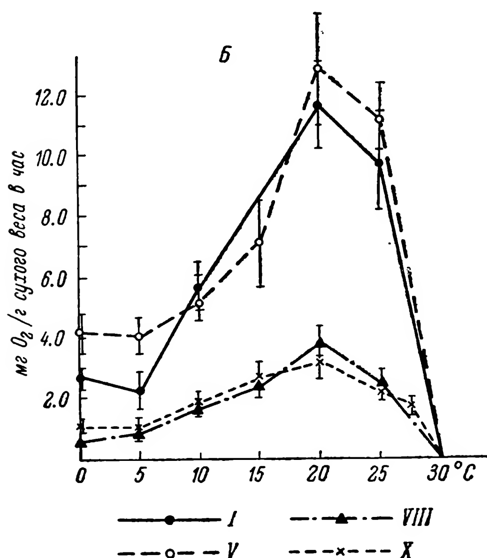


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза (на единицу веса) у *Laminaria saccharina* в зависимости от температуры при освещености 5 клк

I, *V*, *VIII*, *X* — январь, май, август, октябрь; *А* и *Б* — кривые для сырого и сухого веса соответственно

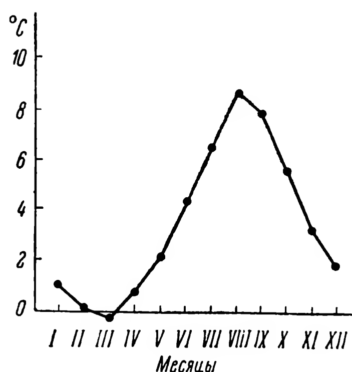


Рис. 3. Изменение температуры воды в море в течение 1971 г. (средние за месяц по данным гидрометеостанции «Дальнезеленецкая»)

По оси ординат — температура воды

При 30° после предварительной адаптации к этой температуре на протяжении 30 мин. ни в один из исследованных нами сезонов не наблюдалось ассимиляции. Иные результаты получены в экспериментах, проведенных без предварительной температурной адаптации, когда измерялась скорость ассимиляции при температуре 30° у растений сразу после сбора их в море. В этих опытах обнаружены заметные величины фотосинтеза: в январе — 0.4 мг O_2/г сырого веса в час (3.8 мг O_2/г сухого веса в час и 1.0 мг O_2/дм^2 в час) и в мае 1.25 мг O_2/г сырого веса в час (14.1 мг O_2/г сухого веса в час и 2.2 мг O_2/дм^2 в час). В августе и октябре при 30° фотосинтеза мы не

наблюдали ни при каких условиях опыта. Эти факты свидетельствуют о том, что данный вид водоросли не способен длительное время выдерживать температуру 30°. Поэтому ассимиляция при такой температуре является кратковременной и наблюдается не во все сезоны.

Рассмотрим теперь соотношение максимальных величин фотосинтеза, полученных в разные сезоны года в расчете на различные единицы измерения. Абсолютные значения максимумов фотосинтеза в различные сезоны года различны. При расчете на единицу площади таллома ($дм^2$) мы наблюдаем наиболее высокую интенсивность ассимиляции в мае и октябре. Ассимиляция в январе несколько ниже, а в августе отмечается самая низкая ее интенсивность. Эти данные статистически достоверны. Чем можно объяснить такое соотношение интенсивностей фотосинтеза? Мы объясняем это изменением физиологического состояния ламинарии. Для нее характерны слабые ростовые процессы в январе, активный рост в весенние месяцы и замедление его к осени. Этот ритм ростовых процессов не совпадает с оптимальными для ламинарии температурами, которые в море наблюдаются в августе (а не в мае). Между интенсивностью ассимиляции и этими двумя показателями — темпами роста и динамикой температуры воды — нет полной корреляции. Так, в мае, несмотря на низкую температуру воды в море, ассимиляция очень интенсивна, что совпадает с периодом активного роста водоросли (рис. 1 и 2). В январе, когда рост только начинается, интенсивность фотосинтеза при 20°, несмотря на низкую температуру воды, велика (1.4 мг O_2/г сырого веса в час, или 11.6 мг O_2/г сухого веса в час, или 2.7 мг $O_2/дм^2$ в час). Однако в пересчете на сырой и сухой вес мы не можем доказать достоверных различий максимальной интенсивности фотосинтеза в январе и мае. Эти различия обнаруживаются только в пересчете на площадь (рис. 1).

В августе при пересчетах как на вес, так и на площадь, несмотря на наиболее высокую температуру воды в море, видимо, в связи с замедлением роста пластины ламинарии наблюдается очень низкая интенсивность ассимиляции (максимальная — 0.73 мг O_2/г сырого веса в час, 3.8 мг O_2/г сухого веса в час, 2.15 мг $O_2/дм^2$ в час при 20°).

Что же касается октября, то при пересчете на сырой и сухой вес наблюдается низкая ассимиляция — такая же как и в августе (0.61 мг O_2/г сырого веса в час, 3.2 мг O_2/г сухого веса в час); но при пересчете на единицу площади отмечается значительный скачок фотосинтеза, достигающего самых больших величин, наблюдаемых весной (3.2 мг $O_2/дм^2$ в час). Причина этого становится ясной при сопоставлении соотношений площади таллома ламинарии с ее сырым и сухим весом (табл. 3).

Данные табл. 3 показывают, что к октябрю происходит значительное утолщение пластины, увеличивается вес на единицу площади таллома. Возрастание скорости ассимиляции в октябре при пересчете на 1 $дм^2$ можно объяснить тем, что толщина пластины увеличивается; вследствие этого на 1 $дм^2$ площади возрастает число ассимилирующих клеток, ко-

ТАБЛИЦА 3

Сезонные изменения соотношения сырого и сухого веса части таллома *Laminaria saccharina* площадью в 10 $см^2$

Месяцы	Сырой вес (в г)	Сухой вес (в г)
I	0.43—0.70 среднее 0.49±0.09	0.03—0.07 среднее 0.06±0.01
V	0.16—0.35 среднее 0.27±0.05	0.02—0.04 среднее 0.03±0.01
VIII	0.25—0.49 среднее 0.36±0.05	0.05—0.11 среднее 0.08±0.01
X	0.45—1.08 среднее 0.69±0.14	0.07—0.18 среднее 0.11±0.02

личество хлорофилла и фукоксантина. Данные этой таблицы позволяют также заключить, что молодая растущая пластина ламинарии в мае довольно тонкая, но, несмотря на это, она имеет очень высокую интенсивность фотосинтеза (при расчете на площадь). Это свидетельствует об очень высокой физиологической активности ассимиляционной ткани в это время года.

Пользуюсь случаем выразить свою сердечную благодарность М. М. Пономаревой за советы и помощь при обработке результатов исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Ашмарин И. П., Н. Н. Васильев, В. А. Амбросов. (1971). Быстрые методы статистической обработки и планирование экспериментов. — Блинова Е. И. (1964). Запасы и годовая продукция ламинариевых водорослей Мурманского побережья Баренцева моря. В сб.: Доклады на конференции молодых ученых ВНИРО. — Гринталь А. Р. (1967). Экология *Laminaria saccharina* в сублиторальной зоне губ Ярнышная и Дальнезеленецкая (Восточный Мурман). Бот. ж., 52, 5. — Кузнецов В. В. (1960). Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — Рабинович Е. (1959). Фотосинтез, III. — Рокицкий П. Ф. (1961). Основы вариационной статистики для биологов. — Тиховская З. П. (1940). Сезонные изменения продуктивности и фотосинтеза *Laminaria saccharina* в губе Дальнезеленецкой Баренцева моря. ДАН СССР, 29, 2. — Тиховская З. П. (1960). Последействие температуры на фотосинтез, дыхание и продуктивность *Fucus vesiculosus* в Баренцевом море. Бот. ж., 45, 8. — Biebl R. (1939). Über Temperaturresistenz von Meeresalgen verschiedener Klimazonen und verschieden tiefer Standorte. Jahrb. Wiss. Bot., 88. — Ehrke G. (1931). Über die Wirkung der Temperatur und des Lichtes auf Atmung und Assimilation einiger Meeres- und Süßwasseralgen. Planta, 13. — Ehrke G. (1934). Die Assimilation in ihrer Abhängigkeit von Licht, von der Temperatur, der Kohlensäure und der Zeit. Intern. Rev. Ges. Hydrobiol., 31. — Harder R. (1915). Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen. Jahrb. Wiss. Bot., 56. — Harder R. (1925). Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspecies. Jahrb. Wiss. Bot., 64. — Kniep H. (1914). Über Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 7. — Kylin H. (1917). Über die Kälteresistenz der Meeresalgen. Ber. Deutsch. bot. Ges., 35. — Lampe H. (1935). Die Temperatureinstellung des Stoffgewinns bei Meeresalgen als plasmatische Anpassung. Protoplasma, 23. — Montfort C. (1935). Zeitphasen der Temperatureinstellung und jahreszeitliche Umstellungen bei Meeresalgen. Ber. Deutsch. bot. Ges., 53. — Montfort C., A. Ried, J. Ried. (1955). Die Wirkung kurzfristiger warmer Bäder auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von eurythermen und kaltstenothermen Meeresalgen. Beitr. Biol. Pflanzen, 31. — Montfort C., A. Ried, J. Ried. (1957). Abstufungen der funktionellen Wärmeresistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zu Umwelt und Erbgut. Biol. Zblt., 76.

Мурманский морской биологический институт
Академии наук СССР,
п/о Дальние Зеленцы.

(Получено 10 X 1972).

УДК 576.312.37 : 581.15 : 632.937.2 : 582.572.4

Л. И. Вахтина

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ *NARCISSUS ANGUSTIFOLIUS* CURT.

L. I. VAKHTINA. KARYOLOGICAL VARIABILITY IN THE LOCAL POPULATION OF *NARCISSUS ANGUSTIFOLIUS* CURT.

Проведено кариологическое исследование растений из природной популяции *Narcissus angustifolius* (2n=14), собранных в окрестностях с. Киреш Хустского района Закарпатской области. Установлена кариотипическая изменчивость внутри популяции — наличие дополнительных хромосом (14+2B), а также гетероморфной пары спутничных хромосом (около 30% всех исследованных растений). Не обнаружена связь между кариологическим и морфологическим полиморфизмом в исследованной популяции.

Narcissus angustifolius Curt. в пределах СССР обитает в Закарпатской области, где обнаружен в нескольких пунктах (Харкевич, 1960). В по-

пуляциях, изучавшихся З. Т. Артюшенко и С. С. Харкевичем (1956), отмечено большое разнообразие растений по количеству цветков в соцветии, по размерам, форме и окраске цветков. Большая изменчивость цветков описана и у других видов этого рода (Pugsley, 1915; Hegi, 1939, и др.).

Виды *Narcissus* интенсивно исследуются кариологически (Fernandes, 1934, 1936, 1949, 1966 и др.; Wylie, 1952; Maugini, 1953, и др.). Эти исследования выявили кариотипическую гетерогенность популяций некоторых видов, обусловленную присутствием форм со структурно и численно (анеуплоидия и полиплоидия) измененными кариотипами, наличие кариотипов с варьирующим числом B-хромосом; причиной некоторых форм кариотипической гетерогенности природных популяций могла быть межвидовая гибридизация.

В связи с этим интересно было кариологически исследовать природные популяции *N. angustifolius*, у которых был описан полиморфизм по морфологическим признакам (Артюшенко и Харкевич, 1956). Существенно при этом, что данный вид репродуктивно изолирован от других нарциссов.

Число хромосом (n=7) у *N. angustifolius* впервые было определено Гайтлером (Geitler, 1935), однако морфология хромосом не изучена. Такое же число хромосом (2n=14) было обнаружено в природной популяции этого вида из Румынии (Tarnavschi u. Lungeanu, 1970). Для *N. angustifolius* также было отмечено наличие 1—2 B-хромосом В. Г. Грифом в монографии «Хромосомные числа цветковых растений», 1969.

Материал и методика

Для цитологического исследования мы использовали луковицы, собранные в окрестностях с. Киреш Хустского района Закарпатской области. Сборы провела З. Т. Артюшенко, которой я выражаю искреннюю признательность за предоставленный материал. Растения выращивали в грунте в саду Ботанического института АН СССР (БИН) в Ленинграде.

Исследовались корни каждой луковицы в отдельности, а также корни проростков. Растения, выращенные из луковиц, хранятся в БИНе (гербарный номер 429).

Кончики корней обрабатывали 0.2%-м раствором колхицина 2 часа и 0.002 М раствором 8-гидрооксихинолина в течение 1 часа, фиксировали по Батталия (5 : 1 : 1 : 1) и после гидролиза в 1N HCl при 60° в течение 8 минут раздавливали в 45%-й уксусной кислоте. Препараты заключали в канадский бальзам после проводки через бутиловый спирт и ксилол.

Хромосомы измеряли на рисунках, для каждой метафазной пластинки вычисляли средние размеры плеч по двум гомологам. Исследовано свыше 100 луковиц.

Результаты и обсуждение

По числу хромосом изученные нами растения *Narcissus angustifolius* не отличались от исследованных другими авторами (Geitler, 1935; Tarnavschi u. Lungeanu, 1970). Растения имели в диплоидном наборе 14 хромосом (рис. 1).

В диплоидном наборе содержится 6 пар акроцентрических хромосом, длиной от 9.4 до 4.5 мкм, и 1 пара субметацентрических хромосом (рис. 3). Хотя различия по величине в группе хромосом I—VI выражены не резко (как и различия в соотношении хромосомных плеч), пара субметацентрических хромосом (VI) идентифицируется на метафазных пластинках хорошо; хорошо идентифицируется и пара акроцентрических хромосом — VII, самых малых в наборе. Хромосомы этой пары являются спутничными. Спутники прикреплены к короткому плечу хромосомы и бывают двух типов (рис. 2, *б*). Чаще всего они маленькие, шарообразные, но встречаются и хромосомы с крупными спутниками — до 0.7 мкм, т. е. по величине почти равными короткому плечу хромосомы. Хромосомы со спутниками промежуточных размеров в нашем материале не наблюдались.

Примерно у 70% исследованных растений наблюдались только спутники первого типа. Остальные (до 30%) были гетероморфны по спутничным хромосомам. Гетероморфные спутничные хромосомы найдены как в корнях луковиц, так и в корнях проростков, причем во всех исследованных клетках. Не обнаружено растений, у которых часть клеток была бы гетероморфна по спутничным хромосомам, а другая часть — гомоморфна. Не встречались также метафазные пластинки с двумя спутничными хромосомами, несущими крупные спутники.

В популяции *N. angustifolius* были найдены растения с двумя В-хромосомами. Это акроцентрические хромосомы (рис. 2, *а* и рис. 3) величиной до 3.4 мкм, т. е. меньше самых маленьких хромосом набора. Они встречались как в наборах с нормальной парой спутничных хромосом, так и в наборах с гетероморфными спутничными хромосомами.

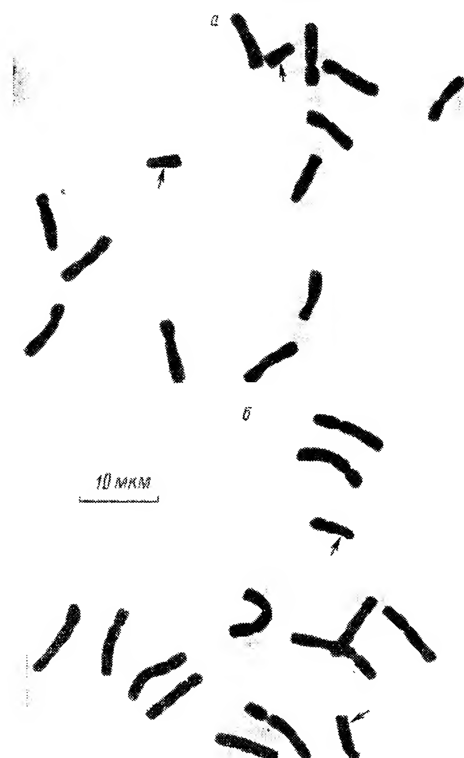


Рис. 1. Микрофотографии метафазных пластинок *Narcissus angustifolius*

а — пластинка с гомоморфной парой спутничных хромосом (показаны стрелками); *б* — пластинка с гетероморфной парой

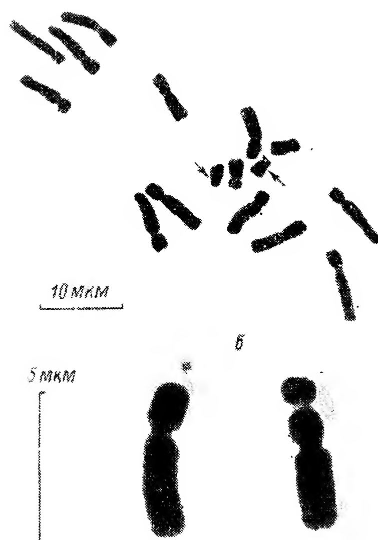


Рис. 2. Микрофотография метафазной пластинки *Narcissus angustifolius*

а — пластинка с двумя В-хромосомами; *б* — спутничные хромосомы

Таким образом, изученная природная популяция *N. angustifolius* является кариотипически гетерогенной, что выражается в наличии гетероморфизма по спутничным хромосомам и В-хромосом.

Мы не обнаружили связи между кариотипическими и морфологическими особенностями исследованных растений — гетероморфизм и В-хромосомы наблюдались у всех морфологических вариантов *N. angustifolius*, присутствующих в природной популяции этого вида.

Гетероморфизм по спутничным хромосомам отмечен у разных видов цветковых растений, особенно у разных видов лука (см. Brat, 1965). Причины такого гетероморфизма могут быть различными: скрещивание между видами, имеющими спутничные хромосомы различной морфологии, структурные изменения спутничных хромосом, фенотипическая изменчивость величины спутника в пределах отдельного растения и клона (см. Дерягин и Иорданский, 1971а, б), межвидовая гибридизация с последующей межгеномной транслокацией, захватывающей лишь одну из пар спутничных

хромосом, что наблюдалось, по-видимому, у *Haplopappus gracilis* (Kamra, 1963). Следует отметить, что увеличение размеров спутника может быть связано с амилификацией генетического материала, программирующего синтез рибосомной РНК и функционирование ядрышка (Flaherty и др., 1972); при этом фенотипические различия в формировании ядрышек в клетках разных тканей обусловлены эпигенетически.

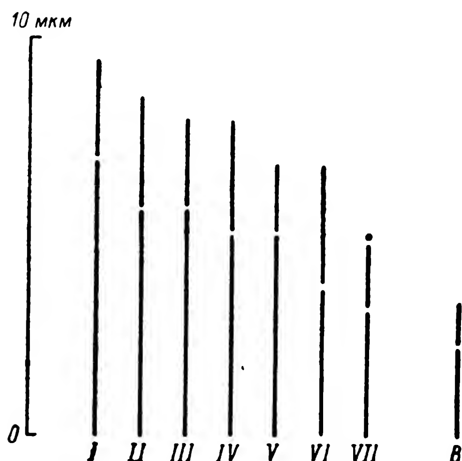


Рис. 3. Кариограмма *Narcissus angustifolius*

Хотя нами не был исследован мейоз у нарцисса (он протекает в луковицах), и поэтому трудно представить какой-либо механизм возникновения гетероморфизма спутничной пары, однако следует исключить межвидовую гибридизацию, так как в Карпатах, где собран материал, обитает единственный вид нарциссов, причем популяции его достаточно изолированы друг от друга. Гетероморфизм по спутничным хромосомам у *N. angustifolius*, очевидно, не является результатом межвидовой гибридизации. Высокий процент растений с гетероморфными парами спутничных хромосом (до 30% всех изученных луковиц), видимо, можно объяснить вегетативным размножением нарциссов. Однако гетероморфизм наблюдается и среди растений семенного поколения, что указывает на действие в популяции механизмов, обеспечивающих поддержание гетероморфизма (гетерозиготности) по спутничным хромосомам.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. и С. С. Харкевич. (1956). Ранневесенние декоративные растения природной флоры Советских Карпат. Бот. ж., 41, 11 : 1604—1616. — Дерягин Г. В. и А. Б. Иорданский. (1971а). Фенотипическая изменчивость спутничных хромосом. Генетика, 7, 10 : 13—22. — Дерягин Г. В. и А. Б. Иорданский. (1971б). Диплоидные межвидовые гибриды луков. Генетика, 7, 11 : 26—34. — Харкевич С. С. (1960). Нарцисс узколистный в Закарпатье. Бюлл. Гл. бот. сада, 37 : 67—73. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Brat V. (1965). Genetic systems in *Allium* L. Chromosome variation. Chromosoma (Berl.), 16 : 486—499. — Fernandes A. (1934). Nouvelles études caryologiques sur le genere *Narcissus* L. Bol. Soc. Broteriana, sér. 2, 9 : 1—198. — Fernandes A. (1936). Les satellites chez les Narcisses. II. Les satellites pendant la mitose. Bol. Soc. Broteriana, sér. 2, 11 : 87—144. — Fernandes A. (1949). Le problème de l'hétérochromatisation chez *Narcissus bulbocodium* L. Bol. Soc. Broteriana, sér. 2, 23 : 5—69. — Fernandes A. (1966). Nouveles études caryologiques sur la sec. *Jonguilla* DC. du genre *Narcissus* L. Bol. Soc. Broteriana, 40 : 207—261. — Flaherty L., D. Bennet a. S. Graff. (1972). Genetic control of nucleolar number in mouse. Exper. Cell Res., 70, 1 : 13—16. — Geitler L. (1935). Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. Planta, 24 : 361—386. — Hegi G. (1939). Illustrierte Flora von Mittel-Europa. B II, Aufl. 2. — Kamra O. P. (1963). A structural anomaly of the satellite in *Haplopappus gracilis*. Chromosoma, 13, 5 : 540—544. — Maugini E. (1953). Cytosistematica di Alcuni *Narcissus* Della Flora Italiana Appartenenti Alla Sect *Hermione*. Caryologia, 5, 3 : 313—341. — Pugsley H. W. (1915). *Narcissus poëticus* and its allies. J. Bot., 53, Suppl. II. — Tarnavschi I. T. u. I. Lungeanu. (1970). Chromosomenzahlen von einigen in Rumanien wildwachsenden Anthophyten. Revue Roum. Biol., Ser. Bot., 15, 6 : 381—383. — Wylie A. (1952). The history of the garden narcissi. Heredity, 6, 2 : 137—156.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 11 XI 1972).

УДК 581.3 : 582.972

Н. Н. Андронова

К ЭМБРИОЛОГИИ *OCTODON SETOSUM* HIERN. (*RUBIACEAE*)

N. N. ANDRONOVA. TO THE EMBRYOLOGY OF *OCTODON SETOSUM* HIERN. (*RUBIACEAE*)

У *Octodon setosum* Hiern. семяпочки гемианатропные, тенуинуцеллятные, однопокровные, с обтуратором. Археспориальных клеток 3—5. Тетрада макроспор линейная. Зародышевый мешок моноспорический 8-ядерный, развивается из халазальной макроспоры. Эндосперм нуклеарный. Стенка пыльника формируется в центробежном направлении. Деление материнских клеток микроспор происходит по симультанному типу. Тапетум секреторный. Зрелая пыльца двухклеточная.

Целью нашей работы было изучение развития мужского и женского гаметофитов у тропического растения *Octodon setosum* Hiern. Это исследование представляет интерес для выяснения систематических отношений внутри обширнейшего семейства *Rubiaceae* Juss.

Материал был собран в Северо-Западной Африке в районе города Сикасо (Мали) в декабре 1964 г. и зафиксирован смесью Чемберлена. Обработка материала проведена по стандартной методике. Срезы окрашены гематоксилином по Гейденгайну.

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита

Зачаток тычинки имеет вид небольшого бугорка, состоящего из однородных меристематических клеток. Через некоторое время начинают дифференцироваться 4 лопасти пыльника (табл. I, *1*). В процессе развития этих лопастей клетки субэпидермального слоя несколько увеличиваются в размерах, содержимое их уплотняется, ядра становятся крупнее. Эти клетки представляют собой первичный археспорий пыльника (табл. I, *2—3*). Клетки первичного археспория делятся периклинально, образуя наружный париетальный слой и спорогенные клетки (табл. I, *3*). Клетки париетального слоя вновь делятся периклинально и образуют 2 новых слоя (табл. I, *4*). Внутренний слой через некоторое время дифференцируется в тапетум; клетки внешнего слоя еще раз делятся периклинально, образуя средний слой и находящийся ближе к эпидермису эндотеций (табл. I, *5—6*). Таким образом, формирование стенки пыльника идет центробежно и относится к Solanaceae-типу или к I типу по классификации Т. Б. Батыгиной и др. (1963).

Тапетум у *O. setosum* секреторного типа.

Материнские клетки микроспор значительно увеличиваются в размерах, обособляются и приступают к редукционному делению. Деление материнских клеток микроспор происходит по симультанному типу (табл. II, *1—4*). В результате образуются тетрады микроспор, расположенные изобилатерально, крест-накрест или в виде тетраэдра (табл. II, *5—8*). В процессе дальнейшего развития общая оболочка тетрады микроспор растворяется, микроспоры расходятся, округляются (табл. II, *9*), увеличиваются в размерах и вакуолизуются. В дальнейшем мелкие вакуоли сливаются; образовавшаяся крупная вакуоль оттесняет ядро к периферии (табл. II, *10*), где и происходит митотическое деление. В результате образуется маленькая линзообразная генеративная клетка, расположенная у клеточной оболочки, и крупная вегетативная клетка (табл. II, *11*). К этому времени разрушаются средний слой и тапетум. Генеративная клетка вскоре переходит в глубину пыльцевого зерна. Зрелая пыльца 2-клеточная (табл. II, *12*). Стенка пыльника к моменту вскрывания состоит из эпидермиса и эндотеция. Клетки эндотеция развивают фиброзные утолщения.

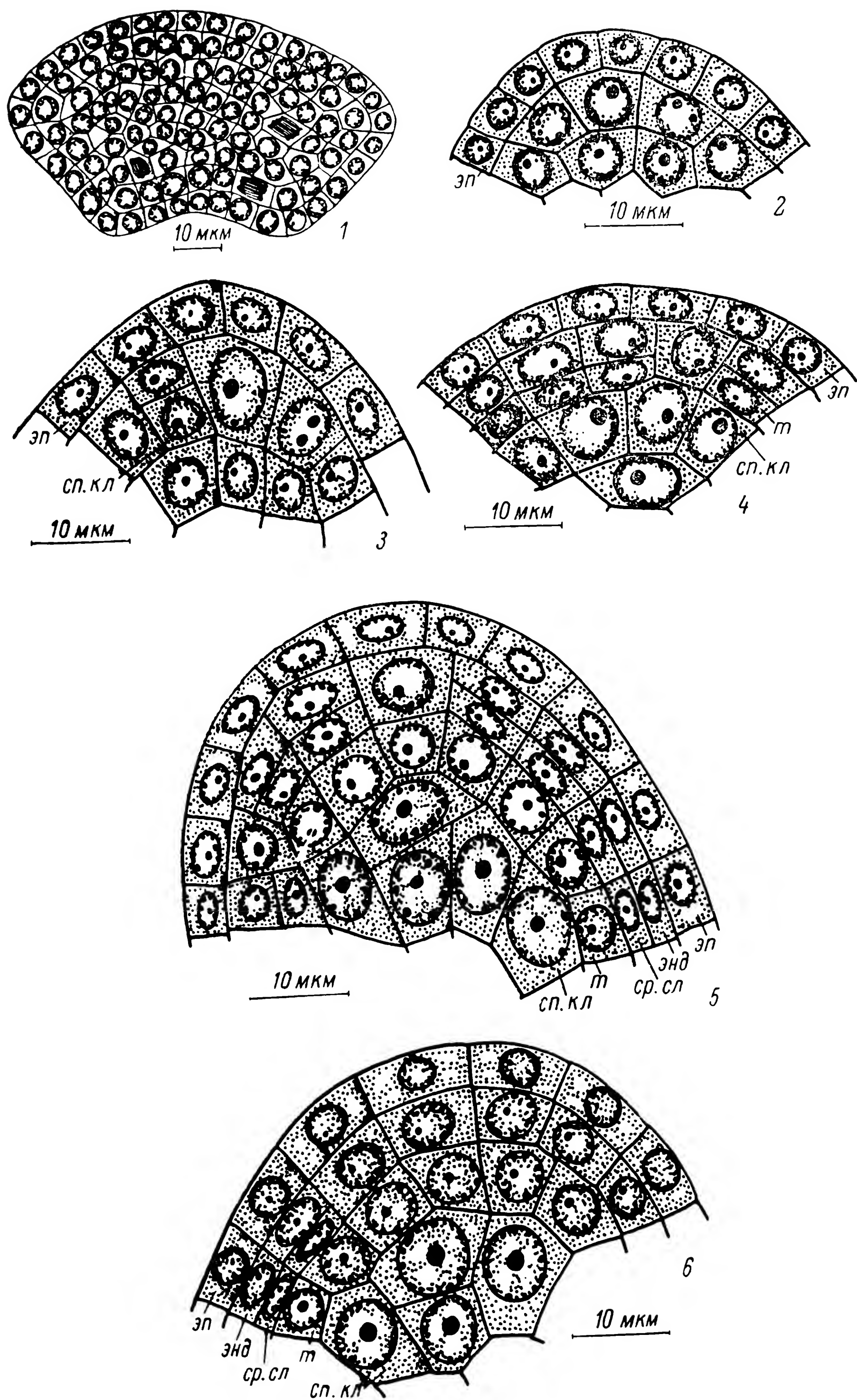


Таблица I

Формирование стенки пыльника у *Octodon setosum*

1—6 — поперечные срезы через гнездо пыльника; *эп* — эпидермис, *энд* — эндотеций, *ср. сл* — средний слой, *т* — тапетум, *сп. кл* — спорогенные клетки

Макроспорогенез и развитие женского гаметофита

Завязь у *O. setosum* нижняя, 2-гнездная, с одной семяпочкой в каждом гнезде. Семяпочки гемианатропные, тенуинуцеллятные, однопокровные, с обтуратором (табл. III, *1*; табл. V, *3*). Археспорий представлен 3—5 клетками (табл. III, *1*). Нуцеллус редуцирован до 3—5 клеток эпидермиса. Характер археспория и нуцеллуса соответствует Bouvardia-типу по классификации Фагерлинда (Fagerlind, 1937). Интегумент закладывается рано (табл. III, *1*). Центральная из археспориальных клеток непосредственно превращается в материнскую клетку макроспор (табл. III, *2*). К этому времени интегумент смыкается над нуцеллусом, оставляя узкое

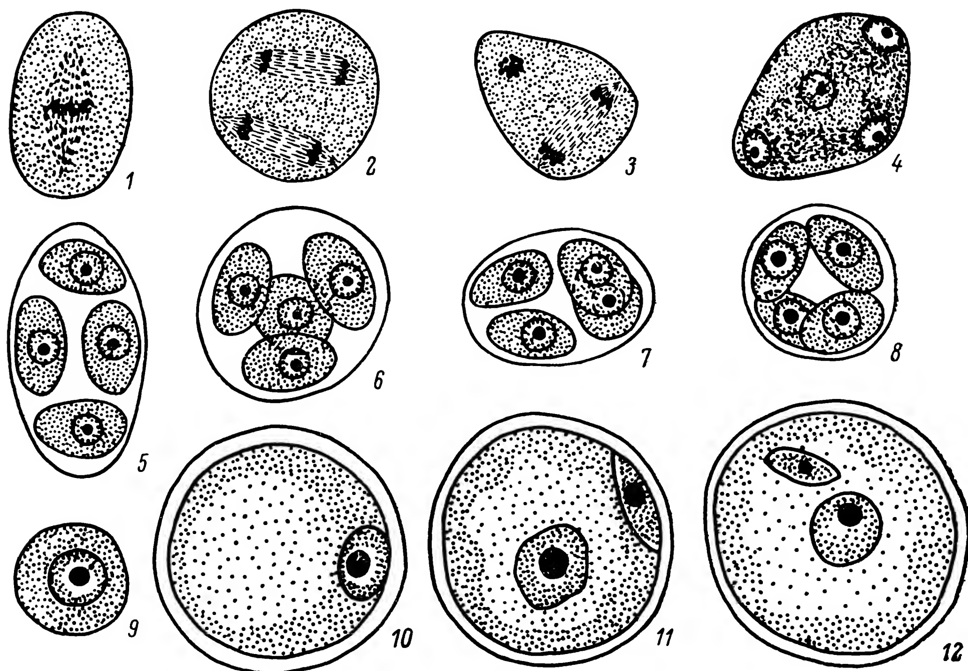


Таблица II

Микроспорогенез и формирование мужского гаметофита у *Octodon setosum*

1 — первое деление мейоза в микроспороцитах; *2—4* — второе деление мейоза; *5—8* — тетрады микроспор; *9* — молодая микроспора; *10* — микроспора перед делением; *11* — образование генеративной и вегетативной клеток; *12* — 2-клеточная пыльца

микропиле. В результате редукционного деления макроспороцита образуется линейная тетрада макроспор (табл. III, *3*). Как исключение обнаружена Т-образная тетрада. Иногда к моменту образования тетрады еще одна археспориальная клетка превращается в материнскую клетку макроспор и приступает к редукционному делению. В результате в одной семяпочке одновременно можно обнаружить тетраду и диаду макроспор, затем 2-ядерный и 4-ядерный зародышевые мешки, еще позже 4-ядерный и 8-ядерный, и наконец, 2 зрелых зародышевых мешка (табл. VI, *5*). Таким образом, у *O. setosum* периодически развиваются 2 макрогаметофита в одной семяпочке, что может привести к полиэмбрионии. Так, если оплодотворение первого зародышевого мешка произойдет не сразу, второй достигнет зрелой стадии и сможет конкурировать с первым. Но обычно первый зародышевый мешок после двойного оплодотворения получает активный стимул к дальнейшему развитию и вытесняет второй макрогаметофит; это, очевидно, и имеет место в большинстве случаев; на всех препаратах с двумя макрогаметофитами в одной семяпочке видно, что один из зародышевых мешков вытесняет второй (до зрелой стадии оба развиваются нормально).

Зародышевый мешок всегда образуется из халазальной макроспоры. Она сильно удлиняется (табл. IV, *1*) и заполняется обильным содержимым (табл. IV, *2*). К этому времени эпидермис и оставшиеся археспориальные клетки дегенерируют.

Формирование зародышевого мешка происходит по Polygonum-типу (табл. IV, *3*, *4*; табл. V, *1*, *2*). За время развития зародышевый мешок значительно разрастается в длину. Яйцевой аппарат имеет вполне типичное

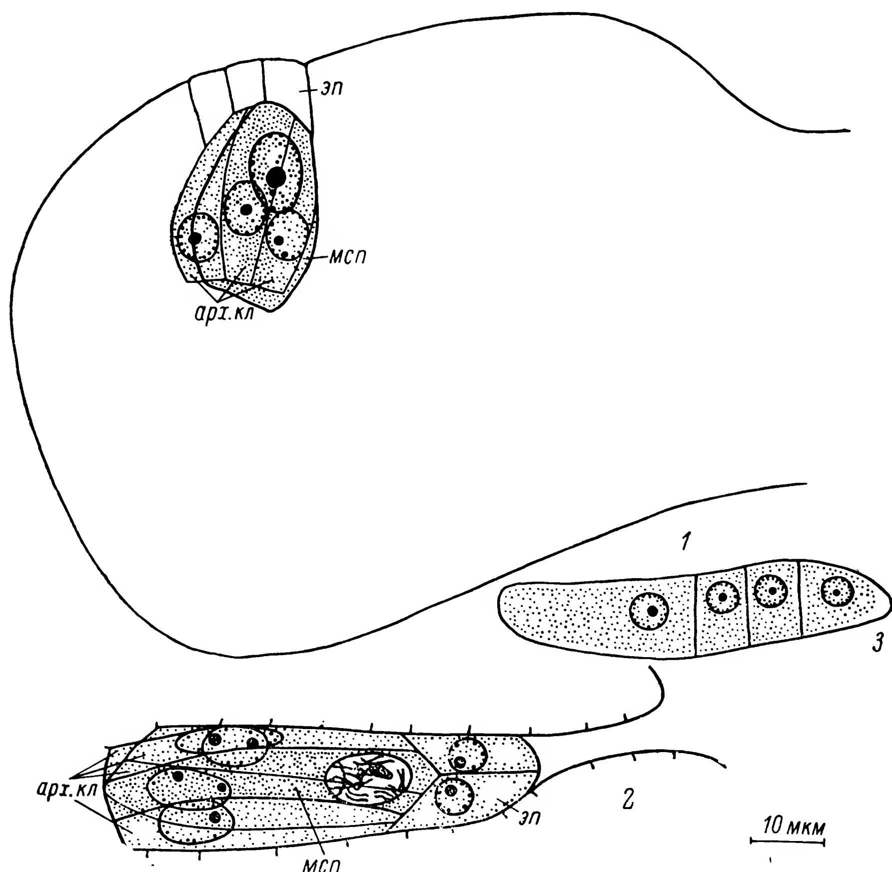


Таблица III

Макроспорогенез у *Octodon setosum*

1 — семяпочка на ранней стадии развития; одна из археспориальных клеток увеличивается в размерах; *2* — начало мейоза в макроспороците (рядом 4 археспориальные клетки); *3* — тетрада макроспор; *эп* — эпидермис, *арх. кл* — археспориальные клетки, *мсп* — макроспороцит

строение (табл. V, *1*). Вторичное ядро располагается, как правило, вблизи яйцевого аппарата. Антиподы крупные, с вытянутыми концами (табл. V. *2*). Халазальная антипода часто образует длинную гаусторию (табл. VI. *3*). Редко все три антиподы развивают гаусториальные выросты (табл. VI. *2*). Расположение антипод может быть линейным или треугольным (табл. V, *2—4*; табл. VI, *2—5*). Как исключение обнаружен зародышевый мешок с четырьмя антиподами (табл. VI, *1*). В ряде случаев антиподы отмирают вскоре после оплодотворения (табл. V, *4*), иногда после первого деления зиготы (табл. VI, *4*), но чаще они функционируют значительно дольше, сохраняясь и на первых стадиях развития зародыша.

Первое деление зиготы происходит лишь тогда, когда образуется многоядерный эндосперм (табл. VI, *4*). Эндосперм нуклеарного типа.

Подобными же свойствами обладают антиподы у *Borreria hispida* K. Schum. из той же трибы *Spermacoceae* Spreng. Рагхаван и Сринивазан

(Raghavan a. Srinivasan, 1941, — цит. по: Farooq, 1959) наблюдали разрушение антипод после оплодотворения, а Фарук (Farooq, 1959) обнаружил жизнеспособные антиподы при наличии многоядерного эндосперма и 9-

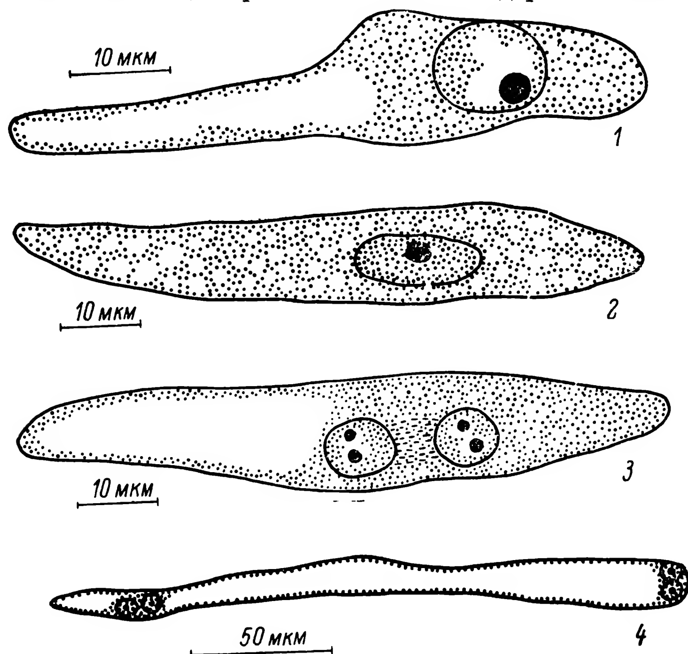


Таблица IV

Развитие женского гаметофита у *Octodon setosum*

1 — растущая халазальная макроспора; зародышевый мешок: 2 — 1-ядерный, 3 — 2-ядерный, 4 — 4-ядерный

клеточного проэмбрио, причем халазальная антипода тоже образует длинную гаусторию.

Сравнительно-эмбриологическая характеристика *Octodon setosum* и *Borreria hispida*

Признаки	*Octodon setosum*	*Borreria hispida* (по Farooq, 1959)
Тип развития стенки пыльника	Центробежный (тип Solanaceae)	Центробежный (тип Solanaceae)
Тип тапетума в пыльниках	Секреторный	Секреторный
Тип образования микроспор	Симультанный	Симультанный
Расположение микроспор в тетрадах	Тетраэдрическое изобилатеральное, крест-накрест	Тетраэдрическое, крест-накрест
Тип мужского гаметофита	2-клеточный	3-клеточный
Тип семяпочки	Гемианатропная тенуинуцеллятная однопокровная с обтуратором	Гемианатропная тенуинуцеллятная однопокровная с обтуратором
Число археспориальных клеток	3—5	1—2
Нуцеллус	Из 3—5 эпидермальных клеток	Из 1—2 эпидермальных клеток, из 2—3 эпидермальных клеток по данным Рагхавана и Сринивазана (1941)
Тетрада макроспор	Линейная (как исключение Т-образная)	Линейная (как исключение Т-образная)
Тип женского гаметофита	Моноспорический 8-ядерный	Моноспорический 8-ядерный
Число клеток антипод	3 (как исключение 4)	3
Расположение антипод	Линейное или треугольное	Линейное или треугольное
Тип эндосперма	Нуклеарный	Нуклеарный

Интересно, что у *B. hispida* Фарук наблюдал как исключение 2 зародышевых мешка в одной семяпочке. И по другим эмбриологическим признакам *O. setosum* и *B. hispida* обнаруживают большое сходство (см. таблицу).

Из сравнения эмбриологических признаков этих видов напрашивается вывод, что *Octodon setosum* несколько примитивнее, чем *Borreria hispida*.

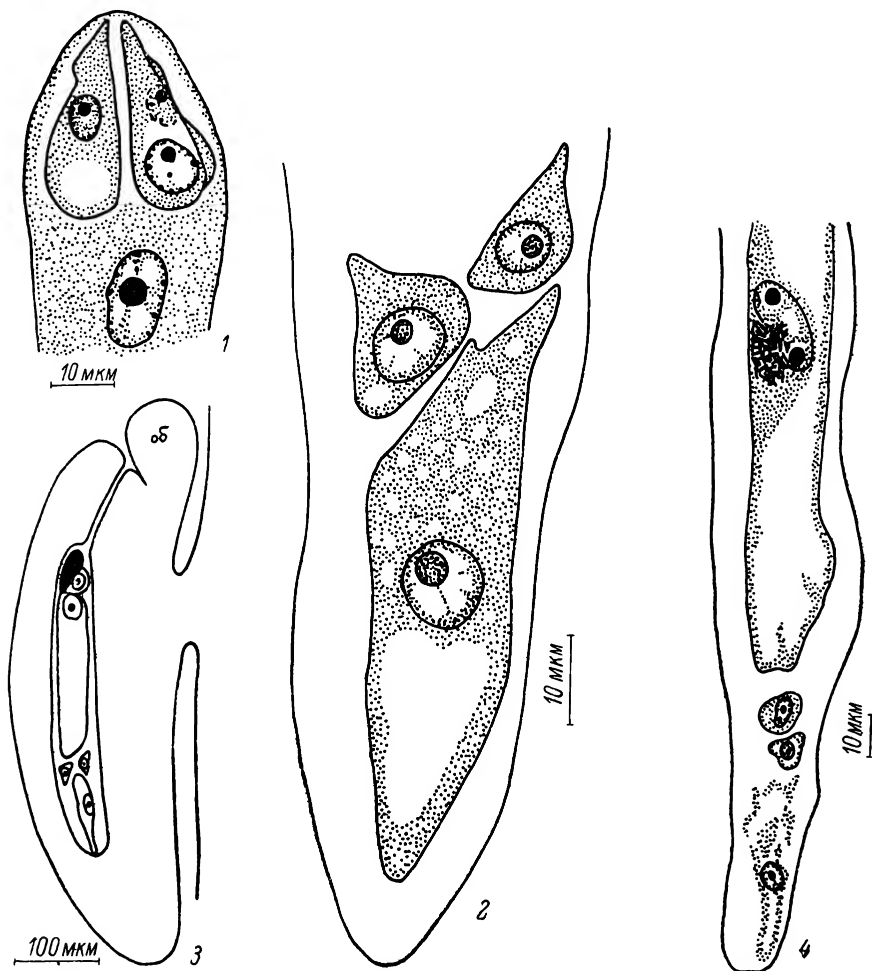


Таблица V

Зародышевый мешок *Octodon setosum* до и после оплодотворения

1 — микропилярная часть с яйцевым аппаратом и центральным ядром; 2 — халазальная часть с антиподами до оплодотворения; 3 — семяпочка с зародышевым мешком после оплодотворения (об — обтуратор); 4 — срединная и халазальная части зародышевого мешка после оплодотворения; деление одного из ядер эндосперма, антиподы разрушаются

У *O. setosum* нуцеллус и археспорий представлены бо́льшим числом клеток, мужской гаметофит более примитивный, 2-клеточный, и, кроме того, регулярно наблюдается образование двух зародышевых мешков в одной семяпочке. В то же время у *B. hispida* Фарук (1959) обнаружил только один случай развития двух зародышевых мешков в одной семяпочке, что тоже подтверждает бо́льшую подвинутость этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Э. С. Терехин, Г. К. Алимова, М. С. Яковлев. (1963). Генезис мужских спорангиев. Бот. ж., 48, 8. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Fagerlind F. (1937).

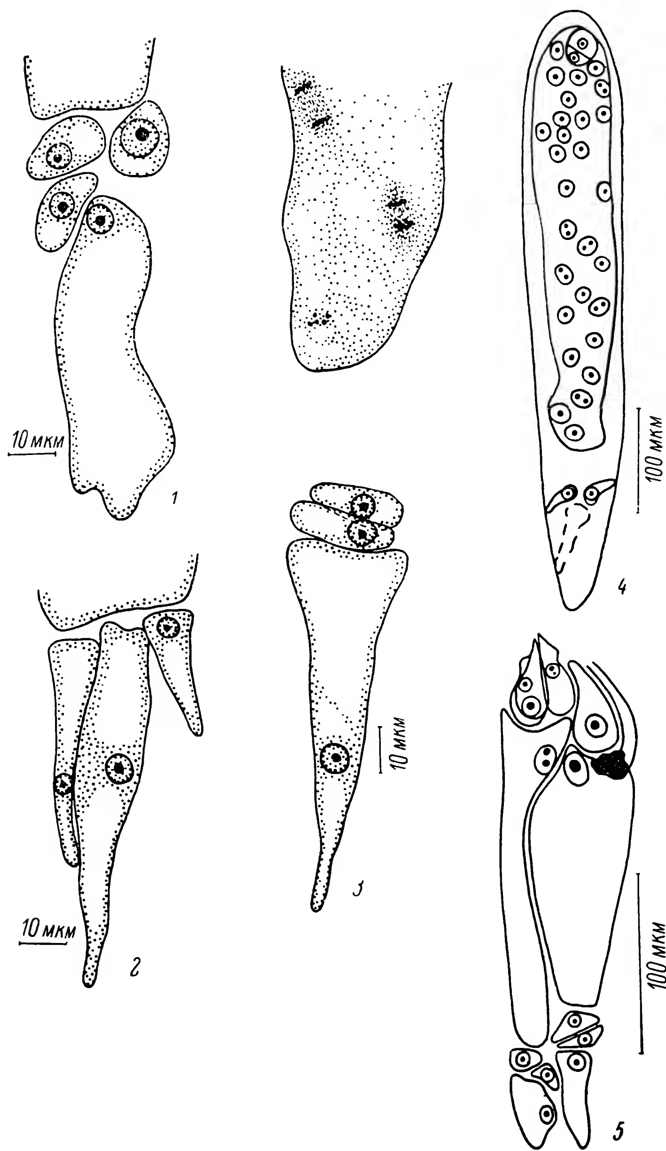


Таблица VI

Строение женского гаметофита у *Octodon setosum*

1 — 4 антиподы; 2 — все 3 антиподы формируют гаустории; 3 — деление ядер эндосперма; халазальная антипода образует гаусторию; 4 — многоядерный эндосперм и разрушающиеся антиподы на стадии 2-клеточного предзародыша; 5 — 2 зрелых зародышевых мешка, в одном уже произошло оплодотворение

Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. Acta Horti Bergiani, 11, 9. — F a r o o q M. (1959). The embriology of *Borreria hispida* K. Schum. J. Ind. Bot. Soc., 38, 2.

Калининградский государственный университет.

(Получено 8 II 1972).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 58.08 : 576.8.093 : 576.8.093.3 : 582.26/.27

М. Н. Овсянникова

МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ БАКТЕРИОЛОГИЧЕСКИ ЧИСТЫХ КУЛЬТУР ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

M. N. OVSYANNIKOVA. METHODS OF OBTAINING BACTERIA-FREE CULTURES OF MONOCELLULAR ALGAE

В статье изложены методы механического разделения одноклеточных водорослей и бактерий, а также используемые для этой цели способы химической обработки. Рассмотрены генетические аспекты действия применяемых веществ на водоросли.

Для проведения исследований по биохимии, физиологии и генетике одноклеточных водорослей необходимо использовать бактериологически чистые культуры изучаемого вида. Получение водорослей, чистых от микроорганизмов, является трудоемким и длительным процессом. Трудности получения бактериологически чистых культур связаны, с одной стороны, с наличием у них слизистых оболочек, а с другой стороны, с летальным или мутагенным действием химических веществ, применяемых при очистке водорослей.

Очистка свежесобранных водорослей от микробного загрязнения обычно проходит более успешно, тогда как от заражения культур, возникшего при длительном культивировании в лаборатории, и особенно от заражения грибами, обычно не удается избавиться довольно долго.

Проверка чистоты культуры водорослей осуществляется пересевом на ряд питательных сред — мясо-пептонный агар (МПА), мясо-пептонный бульон (МПБ), те же среды с глюкозой, твердое и жидкое сусло, среду Эшби, Виноградского для нитрификаторов и другие (Алешина, 1961), а также окраской по Граму. Степень заражения водорослевой культуры бактериями можно определить и на минеральной среде. Для этого на дно чашки Петри надо положить листок фильтровальной бумаги (оставив у края «язык»), залить 15—20 мл минеральной агаризованной среды и засеять культурой водорослей; через 2—3 дня перенести эту пластинку в чашку Петри на МПА. Еще через 2—3 дня на поверхности агара появятся колонии бактерий, и тогда будет легче отобрать более чистые колонии водорослей (Кордюм и др., 1962).

Все известные в настоящее время способы получения бактериологически чистых культур одноклеточных водорослей можно разделить на 2 группы. К первой относятся методы механического разделения водорослей и бактерий (отмывание, центрифугирование, выделение отдельных клеток с помощью микроманипулятора и т. п.). Вторая группа включает обработку различными химическими веществами.

Наиболее простым методом механического разделения водорослей и микроорганизмов является визуальный отбор на агаризованной среде

наиболее чистых от бактерий колоний водорослей и последовательный пересев их на чашки Петри. Успех метода во многом зависит от правильного подбора питательной среды. На первом этапе работы используют минеральные среды. Когда на минеральных средах водоросль выделится в довольно чистом виде, для дальнейшей очистки ее пересевают на органические среды (например, та же минеральная среда с добавкой 1.5—2% глюкозы). Число пассажей зависит от степени заражения культуры. Для более чистых культур бывает достаточно 4—5 пассажей, сильно загрязненные требуют многократного пересева. Некоторые исследователи используют для очистки одноклеточных зеленых водорослей сразу среду с добавкой органических веществ. Так, С. В. Горюнова (1948) использовала твердую минеральную среду с добавлением сусла, разбавленного в 50—100 раз, считая, что на такой среде бактерии развиваются на 2—3-й день, а водоросли через 1—2 недели. Затем под лупой она отбирала чистые от бактерий колонии и переносила их в жидкую среду.

Иногда перед рассевом на чашки применяют центрифугирование — отмывание клеток водорослей от бактерий (Pringsheim, 1949; Felföldy a. Kalkó, 1959). Отмытые клетки рассевают описанным выше методом или «истощающим мазком» (Громов, 1965) и выдерживают в люминостате 3—4 дня. Если на поверхности агара за это время появляется много бактериальных колоний, срок сокращают. Чашки просматривают под микроскопом и чистые от бактерий колонии оттягивают тут же изготовленной капиллярной пипеткой. Конец капилляра отламывают и помещают в жидкую органическую среду. Из каждого образца засевают 3—4 пробирки. Засеянные пробирки выдерживают 7—30 дней в люминостате (в зависимости от скорости роста водорослей). Пробирки, помутневшие вследствие роста бактерий, выбрасывают, а остальные просматривают с фазово-контрастным устройством и оставляют только те, в которых нет загрязняющих микроорганизмов.

С нашей точки зрения, оптимальной для очистки является твердая среда, на которой достигается самое быстрое размножение данного вида водорослей, и поэтому их рост не слишком отстает от роста бактерий. В противном случае от бактерий на органической среде можно избавиться лишь при очень редком (менее 50 колоний) высеве на чашку. При этом однократного отбора колоний в любом случае недостаточно. Кроме того, отбор в жидкой среде не дает возможности сразу получить бактериологически чистую клоновую культуру. Для этого опять потребуется выделение одной клетки.

Оригинальный метод получения бактериологически чистых культур водорослей разработал Вайдеман с сотрудниками (Wiedeman и др., 1964). Суспензия водорослей (8—9 мл) помещалась в толстостенные центрифужные пробирки, несколько раз промывалась стерильной жидкостью (средой, водопроводной или дистиллированной водой в зависимости от условий выращивания). Затем пробирку на мгновение помещали в излучатель ультразвука. Жидкость сливали декантированием, оставляли 2 мл и встряхивали. Через ватную пробку пропускали пастеровскую пипетку (диаметр 1 мм, длина 150 мм) и воздухом под давлением разбрызгивали суспензию на чашки Петри. Таким способом за один пассаж удавалось получить чистые от бактерий колонии водорослей.

Однако с помощью вышеуказанных методов не всегда удается очистить культуры одноклеточных зеленых водорослей. Тогда для очистки применяют различные антибиотики, химические вещества, обладающие бактерицидным или бактериостатическим действием, или используют облучение ультрафиолетом. Особенно часто для получения бактериологически чистых культур водорослей используют антибиотики. Следует отметить, что успех этого метода в значительной степени определяется правильностью подбора антибиотика с учетом его химических свойств и антибактериальной активности. Количество и состав сопутствующей микрофлоры очень разнообразны. Поэтому иногда сначала выделяют со-

путствующие микроорганизмы, подбирают ингибирующий их антибиотик, а затем уже обрабатывают им культуру водорослей (Левина, 1961).

Чувствительность водорослей к антибиотикам различна. В некоторых случаях водоросли менее чувствительны, чем микроорганизмы; они продолжают расти и тогда, когда рост микробов подавляется. Однако степень действия антибиотиков зависит от состава среды и условий выращивания. При культивировании на различных средах альгостические и альгоцидные концентрации испытуемых антибиотиков меняются (Zehnder a. Hughes, 1958). В связи с этим выбор антибиотика и его рабочей концентрации должен вестись отдельно для каждого штамма водорослей с учетом состава среды и условий культивирования.

Степень сохраняемости антибиотиков в культуральной среде различна: тетрациклины разрушаются полностью через 5 суток, пенициллин, колимицин и левомицетин сохраняют свою антибактериальную активность даже после 2 недель роста водорослей (Максимова и Пименова, 1961, 1962а, б). Ниже представлены имеющиеся в литературе данные по применению антибиотиков для очистки культур одноклеточных водорослей от загрязняющей микрофлоры. полученные различными исследователями (антимикробные и химические свойства антибиотиков приводятся по монографии Шемякина и др. «Химия антибиотиков», 1961).

Аурантин. Активен против грамположительных бактерий и некоторых грибов. Хорошо растворим в органических растворителях, плохо в воде. В растворе при комнатной температуре активен около 6 месяцев. Влияет на клеточное дыхание и не обладает мутагенным действием. Для *Chlorella vulgaris* максимальная концентрация для обработки < 30 γ/мл. Для *Scenedesmus bijuga* максимальная концентрация для обработки 10 γ/мл, токсичная — 100 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а).

Ауреомицин (синонимы: биомицин, 7-хлортетрациклин). Активен против грамположительных ($Г^+$) и грамотрицательных бактерий ($Г^-$), простейших и некоторых вирусов. Устойчив в твердом состоянии, растворы стабильны при 10° в течение 4 дней, при повышении температуры — меньше. Стабильность меньше в присутствии ионов тяжелых металлов, с которыми образует комплексы. Для *Sc. bijuga* применялся для обработки в течение месяца, постоянно в концентрации $48 \cdot 10^3$ γ/мл (Barkley, 1956). Для *Ch. vulgaris* максимальная концентрация при обработке 25 γ/мл, токсичная > 50 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а).

Бацитрацин. Активен против некоторых $Г^+$ бактерий и грибов. Представляет собой смесь антибиотиков. Сухие препараты устойчивы при комнатной температуре до 2 лет, водные нейтральные растворы при 20° инактивируются на 30—50% через 2 недели. Для *Chlorella pyrenoidosa* и *Scenedesmus obliquus* токсичная концентрация больше 1000 γ/мл (Galloway a. Krauss, 1959).

Грамицидин. Активен против $Г^+$ бактерий. Нерастворим в воде, растворах кислот и щелочей, легко растворим в спирте. Коллоидные растворы не теряют активности при 120° в течение 30 минут. Для *Chlorella vulgaris* и *Sc. obliquus* концентрация для обработки 10 γ/мл, токсичная концентрация соответственно больше 10 и 100 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а). По другим данным, для *Ch. pyrenoidosa* и *Sc. obliquus* токсичная концентрация больше 1000γ/мл (Galloway a. Krauss, 1959).

Кандицидин. Активен против грибов. Нерастворим в воде, умеренно растворим в водных растворах спиртов. Нейтральные растворы неустойчивы и инактивируются при комнатной температуре на 50% через сутки, в кислой среде еще менее устойчив. Для *Ch. vulgaris* и *Sc. obliquus* концентрация для обработки 5 γ/мл, токсичная соответственно 50 и 25 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а).

Колимицин. Активен против $Г^+$ и $Г^-$ бактерий. Устойчив в нейтральной и щелочной среде, легко разрушается в кислой среде. Для *Ch. vulgaris* и *Sc. obliquus* концентрация для обработки соответственно 8 и 50γ/мл, а токсичная соответственно 200 и 100γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а).

Левомицетин (синоним хлорамфеникол, хлоромицетин). Активен против грамположительных и грамотрицательных бактерий, риккетсий и вирусов. Хорошо растворяется в органических растворителях, плохо — в воде. Устойчив в пределах pH 2—9.5. Нейтральные и слабокислые водные растворы устойчивы в течение месяца при 37° или несколько часов при 100°. По данным Р. И. Левиной (1961) для *Ch. vulgaris* максимальная концентрация для обработки 500 γ/мл. Другие авторы получили иные данные. И. В. Максимова и М. Н. Пименова (1962а) указывают, что для *Ch. vulgaris* максимальная концентрация для обработки 50 γ/мл, а токсичная 200 γ/мл. Для *Sc. obliquus* токсичная концентрация 0.5 γ/мл.

По данным Морриса (Morris, 1966), для *Chlorella pyrenoidosa* и *Chlamydomonas reinhardii* концентрация для обработки 100—250 γ/мл, а токсичная 1000—3000 γ/мл. Для *Ch. pyrenoidosa* и *Sc. obliquus* токсичная концентрация 100 γ/мл (Galloway a. Krauss, 1959).

Неомицин. Активен против $Г^+$ и $Г^-$ бактерий. Хорошо растворим в воде, сохраняет устойчивость в твердом виде и в растворах до 2 лет, нагревание до 110° в течение 10 часов не уменьшает активности. Более активен в щелочной среде, чем в кислой. Для *Chlamydomonas* sp. максимальная концентрация для обработки 400 γ/мл (Barkley, 1956).

Нистатин. Активен против грибов и простейших. Нерастворим в воде, умеренно растворим в спиртах, светочувствителен, термически нестоек и окисляется кислородом воздуха. Калиевые и натриевые соли нистатина хорошо растворяются в воде, но нестойки. Для *Chlorella pyrenoidosa* и *Scenedesmus obliquus* максимальная концентрация для обработки соответственно 50 γ/мл (токсичная 100 γ/мл) и 200 γ/мл (Hunter a. McVeigh, 1961). По другим данным, максимальная концентрация для обработки *Chlorella vulgaris* и *Sc. obliquus* 8 и 5 γ/мл, а токсичная соответственно 30 и 25 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а).

Пенициллин. Активен против $Г^+$ бактерий. Его соли при комнатной температуре не теряют активности до 3 лет, при 100° в течение 10 недель активность теряется только на 20%. Пеницилловые кислоты очень гигроскопичны и в присутствии воды быстро инактивируются. Устойчивость в водных растворах сильно зависит от pH среды. Наиболее устойчивы при pH 7 и в отсутствие фосфатов. Часто используется для получения бактериологически чистых культур. Однако при обработке водорослей этим антибиотиком разными исследователями получены противоречивые данные. Для *Ch. vulgaris* и *Sc. obliquus* предельная рабочая концентрация 909 и 3030 γ/мл, а токсичная 1515 и больше 3030 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а). Рост *Chlorella pyrenoidosa* угнетается или стимулируется в зависимости от концентрации солей в среде и температуры при концентрациях от 14 до 6000 ед./мл (Gruia, 1966). *Chlorella* sp. и *Chlamydomonas* sp. выдерживают концентрацию до 500 ед./мл в зависимости от состава среды (Spencer, 1952). По данным Бэркли (Barkley, 1956) для *Scenedesmus bijuga* рабочая концентрация 72 ед./мл. Для *Sc. acuminatus* и *Sc. quadricauda* рабочая концентрация 40 ед./мл (Goldzweig-Shelubsky, 1951). Токсичная концентрация для *Chlorella pyrenoidosa* и *Scenedesmus obliquus* 1000 γ/мл (Galloway a. Krauss, 1959). Иногда пенициллин применяют совместно со стрептомицином. Для *Scenedesmus acuminatus* и *Sc. quadricauda* концентрация указанных антибиотиков составила 5 ед./мл+50 γ/мл (они вносились одновременно), а токсичная 30 ед./мл+ +300 γ/мл (Goldzweig-Shelubsky, 1951).

Полимиксин. Активен против $Г^-$ бактерий, грибов, простейших. Хлоргидраты и сульфаты хорошо растворимы в воде. Устойчивы в нейтральных, слабокислых и слабощелочных растворах, но быстро теряют активность в сильнокислой и сильнощелочной среде. В сухом состоянии сохраняют активность в течение нескольких месяцев. По данным Максимовой и Пименовой (1962а), рабочая концентрация для *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus* 5 и 100 γ/мл, а токсичная — 25 и 150 γ/мл. Токсичная концентрация для *Chlorella pyrenoidosa* и *Sc. obliquus* 5 и 40 γ/мл (Galloway a. Krauss, 1959).

Стрептомицин. Активен против $Г^+$ и $Г^-$ бактерий. Устойчив в сухом состоянии и в растворах. Соли инактивируются незначительно при хранении при комнатной температуре в течение нескольких лет, долго хранится и при 50°; в растворах наиболее устойчив при температуре ниже 28° и pH между 3 и 7. Быстро образуются резистентные к антибиотику формы. При обработке этим антибиотиком у *Euglena gracilis* сильно ингибируется зеленение во время клеточного деления, действие усиливается с увеличением pH среды (Mego, Buetow, 1966). Рабочая концентрация для *Chlorella* sp. и *Chlamydomonas* sp. до 500 ед./мл в зависимости от состава среды (Spencer, 1952), а для *Ch. vulgaris* до 1000 ед./мл в течение суток (Левина, 1961). По данным Максимовой и Пименовой (1962а), для *Scenedesmus obliquus* рабочая концентрация 10, а токсичная 25 γ/мл. Для *Sc. acuminatus* и *Sc. quadricauda* рабочая концентрация 50 γ/мл, а токсичная 400 γ/мл (Goldzweig-Shelubsky, 1951). Токсичная концентрация для *Chlorella pyrenoidosa* и *Scenedesmus obliquus* соответственно 10 и 1 γ/мл (Galloway a. Krauss, 1959).

Дигидрострептомицин сульфат. Биологические свойства и степень активности одинаковые со стрептомицином, более устойчив к действию кислот и щелочей. Использовался для *Scenedesmus* sp. постоянно 1 месяц в концентрации 8000 γ/мл. (Barkley, 1956).

Террамицин. Активен против $Г^+$ и $Г^-$ бактерий, простейших и некоторых вирусов. Свойства те же, что и у тетрациклина, но менее стабилен в водных растворах. Рабочая концентрация для *Scenedesmus* sp. 100 γ/мл (Barkley, 1956). По другим данным, для *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus* рабочая концентрация 50 и 10 γ/мл, токсичная 100 и 50 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а), токсичная концентрация для *Chlorella pyrenoidosa* и *Sc. obliquus* 1000 γ/мл (Galloway a. Krauss, 1959).

Тетрациклин. Активен против $Г^+$ и $Г^-$ бактерий, простейших и некоторых вирусов. Амфотерное вещество, легко образует соли с органическими и неорганическими кислотами и металлами, в растворах флюоресцирует. В воде через 7 дней при 37° остаточная активность 71%. Более активен в кислой, чем в щелочной среде. Состав питательных сред мало влияет на активность. Рабочая концентрация для *Ch. vulgaris* и *Sc. obliquus* 25 и 10 γ/мл, а токсичная 50 и 25 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а). По другим данным, токсичная концентрация для *Chlorella pyrenoidosa* и *Sc. obliquus* 1000 γ/мл (Galloway a. Krauss, 1959).

Трихотецин. Активен против грибов и вирусов. Хорошо растворим в органических растворителях и плохо в воде. Устойчив в водных растворах при pH 1—10 в течение длительного времени. Для *Ch. vulgaris* и *Sc. obliquus* рабочая концентрация 1 и 5 γ/мл, а токсичная соответственно 100 и 50 γ/мл (Максимова и Пименова, 1962а).

Фумагиллин. Активен против фагов и простейших. Плохо растворим в воде, разрушается на солнечном свету, при УФ-облучении, при температуре выше 40° и в щелочных растворах. В темноте при 0° не изменяется в течение года. Применялся для обработки *Scenedesmus bijuga* в концентрации 8 γ/мл (Barkley, 1956).

Из приведенных сведений следует, что имеющиеся данные по применению антибиотиков для очистки водорослей крайне противоречивы. Применяемые дозы антибиотиков колеблются в значительных пределах. Например, для одного и того же вида *Scenedesmus obliquus* токсичная концентрация нистатина в работах разных исследователей колеблется в пределах 25—200 γ/мл, пенициллина 14 — 6000 ед./мл, стрептомицина 1—8000 γ/мл., террамицина 10—1000 γ/мл. Лишь в некоторых работах есть данные по влиянию различных концентраций антибиотиков на выживаемость и мутабильность водорослей. Например, при добавлении стрептомицина в культуральную среду для очистки водорослей от сопутствующей микрофлоры вырастает большой процент желтых или желто-зеленых колоний, вместе с тем появляются и зеленые колонии, устойчивые к взятой дозе антибиотика (Dube, 1952; Тугаринов, 1967). По нашим данным, предварительная обработка автоспор *Ch. vulgaris* штамма

ЛАРГ-1 стрептомицином в концентрации 200 γ/мл и выше в 4—5 раз удлиняла цикл развития клеток. При концентрации 200 γ/мл выживаемость составляла 50%, а при концентрации 1000 γ/мл она снижалась до 20—23%. Выжившие клетки зачастую давали карликовые колонии. Обработка другими антибиотиками также вызывала мутагенный эффект, значительно задерживала рост и развитие хлореллы (Овсянникова и Мовсесьян, 1969, 1970).

Кроме антибиотиков различные исследователи используют и другие химические вещества для очистки водорослей. Так, Н. С. Гаевская (1946) предложила несколько вариантов очистки водорослей раствором риванола и йода в различных концентрациях.

1-й вариант. Взвесь водорослей 3 раза промывается стерильной средой с последующим центрифугированием, переносится на 4—5 часов в 20 мг% раствор риванола (при 5—6°) и встряхивается время от времени, так как водоросли в этом растворе оседают. Затем водоросли промывают стерильной средой и помещают в минеральную питательную среду. Обработка повторяется 3 раза через сутки.

2-й вариант. После предварительного отмывания водоросли помещают в 0.5 мг% раствор риванола на 3 суток, причем раствор в это время несколько раз заменяют свежим. После такой обработки сохраняется лишь незначительное количество бактерий, поэтому чистую культуру можно получить в короткие сроки. При этом отмечено, что низкие дозы риванола не только не тормозят развитие протококковых, но даже стимулируют его.

3-й вариант. Водоросли помещали в 20 мг% раствор риванола на 5 часов, затем 2 раза промывали стерильной средой и переносили на 5 минут в 1.5 мг% водный раствор йода. После этого клетки тщательно промывали и переносили в среду для культивирования. В отличие от риванола обработка йодом оказывала тормозящее влияние на развитие протококковых водорослей.

Для очистки пресноводных форм хлореллы и хламидомонады Дюкер и Виллогби (Ducker a. Willoughby, 1964) использовали прибавление в агаризованную среду почвенного минерала теллурита. Успех метода в значительной степени зависел от обезвоженности агаризованной среды с поверхности. Для того чтобы клетки не плавали по поверхности, чашки Петри с агаризованной средой подсушивали в сушильном шкафу.

Сетлик (Setlik, 1966) применял для очистки водорослей от бактерий и грибов тяжелые металлы (медь, серебро, ртуть) в концентрациях, вызывающих угнетение роста на 50%, так как эти концентрации не приводили к морфологическим изменениям у обработанных водорослей. При применении тяжелых металлов большое значение имеет присутствие в среде ЭДТА, а также концентрация клеток в среде.

Для получения бактериологически чистых культур различные исследователи использовали экстракты разных растений, а также фенол, формальдегид, салициловую кислоту, зеленое мыло, различные антисептики, фунгициды и другие вещества (War, 1955; McDaniel, и др., 1962). Хорошие результаты были получены при применении салициловой кислоты в концентрации 0.02—0.05%, но устойчивой оказалась только *Chlorella vulgaris*, тогда как другие виды хлореллы очень чувствительны к антисептикам.

В тех случаях, когда культуру необходимо очистить от грибов и простейших, используют кофеин (Bowne, 1964). При выращивании на засоленной среде водоросли значительно устойчивее к кофеину. Кофеин в концентрации 0.01—0.03 М убивает грибы и простейших (но лишь при отсутствии в среде аденина) и до некоторой степени стимулирует рост водорослей. Однако чувствительность водорослей к кофеину различна, поэтому концентрации должны в значительной мере определяться видом водорослей.

Среди других факторов наиболее часто используют облучение ультрафиолетом. Этот метод очистки от бактерий обладает тем преимуществом,

что его можно осуществить при наличии совсем малого количества суспензии водорослей (Kalkó a. Felföldy, 1959; Горюнова и Овсянникова, 1961). Облучение производится в кварцевом сосуде при постоянном перемешивании. Через определенные интервалы стерильной пипеткой отбирают пробы и сеют в различных разведениях на органическую среду. На агаре встречаются еще живые клетки бактерий и грибов, но в зависимости от степени облучения и разбавления всегда имеется тот или иной вариант, в котором будут развиваться изолированные, свободные от бактерий колонии водорослей. Чистота выделенных штаммов проверяется обычными методами. Если облучается непосредственно водная проба, взятая из природы, то количество бактерий и грибов уменьшается до такой степени, что удается сразу выделить много видов без выделения монокультур. При правильно подобранной небольшой дозе ультрафиолета у водорослей не наблюдалось морфологических или физиологических изменений. Однако этот метод может применяться с большой осторожностью, так как облучение ультрафиолетом вызывает значительный мутагенный эффект (Аникеева и др., 1964; Хропова и др., 1964).

Мутагенное действие применяемых веществ обычно исследователями не принимается во внимание. Вследствие этого очищенные культуры зачастую не соответствуют выделенным из природы формам, а представляют собой искусственно полученные мутанты. Это имеет большое значение при определении, например, фотосинтетической активности или метаболических процессов у данного вида. В случае же наличия мутантных форм при непрерывном культивировании потомство быстрорастущего мутанта будет постепенно вытеснять исходную культуру (Дарг и др., 1967). Поэтому получение бактериологически чистых культур для генетических исследований чаще осуществляется без применения каких-либо бактерицидных или бактериостатических веществ, более длительным, но безопасным методом обычного микробиологического посева суспензии на чашки Петри сначала с минеральной, а потом с органической агаризованной средой с последующим отбором чистых колоний под лупой.

Изложенные данные позволяют сделать вывод, что хотя к настоящему времени накопился довольно обширный фактический материал, до сих пор даже для одноклеточных зеленых водорослей, которые сравнительно легко поддаются очистке, нет достаточно быстрого и универсального способа получения бактериологически чистой культуры без изменения ее свойств. В каждом отдельном случае исследователь вынужден применять те или иные способы очистки для получения желаемого результата.

ЛИТЕРАТУРА

Алешина Е. С. (1961). Получение бактериологически чистых культур зеленых жгутиковых галофильных водорослей. Вестн. МГУ, сер. 6. Биолог., почвовед., 4. — Аникеева И. Д., Э. Н. Ваулина, В. А. Шевченко. (1964). Действие УФ-лучей на хлореллу. Радиобиология, 4, 6. — Гаевская Н. С. (1946). О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. IV. Новый метод получения бактериально чистых культур водорослей в короткие сроки времени. Бюлл. МОИП, отд. биол., 51, 2. — Горюнова С. В. (1948). Получение бактериологически чистых культур водорослей в короткие сроки времени. Микробиология, 17, 3. — Горюнова С. В., М. Н. Овсянникова. (1961). О методах окультуривания и очистки зеленой протококковой водоросли хлореллы. Всес. совещ. по культивированию одноклет. водорослей, тезисы докладов. Л. — Громов Б. В. (1965). Коллекция культур водорослей Биологического института Ленинградского университета. Тр. Петергофск. биол. инст., 19. — Дарг В. А., Б. Г. Ковров и Г. М. Лисовский. (1967). Вероятность сохранения мутантной клетки в непрерывной культуре микроорганизмов. В сб.: Проблемы создания замкнутых экологических систем. — Кордюм В. А., З. В. Лазуркевич, Л. Г. Жарова. (1962). Простая методика проверки бактериологической чистоты культур одноклеточных водорослей, а также обнаруживание бактериальных мутантов. Мікробіол. ж., 24, 4. — Левина Р. И. (1961). Получение бактериально чистых культур протококковых водорослей с помощью антибиотиков. В сб.: Очистка сточных вод в биологических прудах. — Максимова И. В., М. Н. Пименова. (1961). Возможность использования антибиотиков для предохранения растущих куль-

тур водорослей от заражения. Всес. совещ. по культивир. одноклеточных водорослей, тезисы докладов. Л. — Максимова И. В., М. Н. Пименова. (1962а). Действие антибиотиков на рост некоторых представителей одноклеточных зеленых водорослей. Микробиология, 31, 4. — Максимова И. В., М. Н. Пименова. (1962б). Влияние антибиотиков на рост *Chlorella vulgaris* и сопутствующей микрофлоры при совместном выращивании. Микробиология, 31, 5. — Овсянникова М. Н., Э. В. Мовсесьян. (1969). Материалы VI рабочего совещания по вопросу круговорота веществ в замкнутой системе. Киев. — Овсянникова М. Н., Э. В. Мовсесьян. (1970). Действие на хлореллу некоторых антибиотиков, применяющихся для очистки одноклеточных водорослей. Генетика, 6, 9. — Тугаринов В. В. (1967). Пигментные мутанты *Chlorella vulgaris*, индуцированные стрептомицином. Генетика, 3. — Хропова В. И., К. В. Квитко, И. А. Захаров. (1964). Сравнительное изучение мутагенного действия излучений и этиленимина на хлореллу. В сб.: Исследования по генетике, ЛГУ, 2, 64. — Шемякин М. М., А. С. Хохлов, М. Н. Колосов, Л. Д. Бергельсон, В. К. Антонов. (1961). Химия антибиотиков, 1—2, 3-е изд. — Barkley F. A. (1956). Algal culture notes. Lloidia, 19, 3. — Bowne S. W. (1964). Purification of algal cultures with caffeine. Nature, 204, 4960. — Dube J. F. (1952). Observations on a chlorophylldeficient strain of *Chlorella vulgaris* obtained after treatment with streptomycin, Science, 116, 3011. — Ducker S. C. a. L. G. Willoughby. (1964). Potassium tellurite as a bacterioctatic agent in isolating algae. Nature, 202, 4928. — Felföldy L. J. M., L. F. Kalkó. (1959). Some metodical observations on the use of antibiotics for preparing bacteria-free algal cultures. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 10, 1. — Galloway R. A. a. R. W. Krauss. (1959). The differential action of chemical agents, especially polymyxin-B, on certain algae, bacteria and fungi. Amer. J. Bot., 46, 1. — Goldzweig-Shelubsky M. (1951). The use of antibiotic substances for obtaining monoalgal bacteria-free cultures. Palestine J. Bot. (Ierusalem), 5. — Gruia L. (1966). Stimulation of the growth of *Chlorella pyrenoidosa* by penicillin. Biol. plantarum (Praha), 8, 4. — Hunter E. O. a. J. McVeigh. (1961). The effects of selected antibiotics on pure cultures of algae. Amer. J. Bot., 48, 2. — Kalkó L. F. a. L. Felföldy. (1959). Notes on the method for preparing bacteria-free cultures of green algae by ultra-violet irradiation. Ann. Inst. Biol. (Tihany) Hung. Acad. Sci., 26. — McDaniel H. K., I. B. Middlebrook a. R. O. Bowman. (1962). Isolation of pure cultures of algae from contaminated cultures. Appl. Microbiol., 10, 3. — Mego I. L., D. E. Buetow. (1966). Influence of cell division on the degree of streptomycin bleaching of *Euglena gracilis* J. Protozoology, 13, 1. — Morris I. (1966). Some effects of chloramphenicol on the metabolism of *Chlorella*. Arch. Mikrobiol., 54, 2. — Pringsheim E. G. (1949). Pure culture of algae. Their preparation and maintenance. — Setlik I. (1966). Production physiology. Annual report of the laboratory of experimental algology and department of applied algology for the year. — Spencer C. P. (1952). On the use of antibiotics for isolating bacteria-free cultures of marine phytoplankton organisms. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 31, 97. — Wai N. (1955). Effects of some antiseptics on the growth of *Chlorella*. Physiol. Plantarum, 8, 1. — Wiedeman V. E., P. L. Walne a. F. R. Trainor. (1964). A new technique for obtaining axenic cultures of algae. Canad. J. Bot., 42, 7. — Zehnder A. a. E. O. Hughes. (1958). The antialgal activity of actidione. Canad. J. Microbiol., 4.

Институт общей генетики
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 10 X 1972).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

***УДК** 019.941 : 002.01 : 796.51 : 581.9 (430.2+430.1)*

Exkursionsflora fur die Gebiete der DDR und der BRD. Gefäßpflanzen. Herausgegeben von Werner Rothmaler (+). Weitergeführt von Hermann Meusel und Rudolf Schubert. «Volk und Wissen», Berlin, 1972, 612 Seiten, 987 Abbildungen. (**Экскурсионная флора для территории ГДР и ФРГ. Сосудистые растения.** Составлена проф. д-ром В. Ротмалером (+). Продолжена проф. д-ром Г. Мейзелем и проф. д-ром Р. Шубертом. Берлин 1972)

E. M. LAVRENKO. (A REVIEW). EXCURSIONAL FLORA FOR THE TERRITORIES OF THE DDR AND THE BRD. VASCULAR PLANTS. 1972

Вышло новое издание известного определителя высших сосудистых растений ГДР и ФРГ проф. В. Ротмалера (1908—1962), переработанное и дополненное, особенно в части географии и фитоценологии видов, двумя известными немецкими ботаниками — проф. Г. Мейзелем и проф. Р. Шубертом при участии проф. Ф. Фукарека (F. Fukarek) и ряда других немецких ботаников (доктора E. Jäger, E.-G. Mahn, H. Passarge, S. Rauschert, E. Weinert и др.). Как сказано в предисловии, настоящее издание является совместным трудом многих флористов, таксономистов и ботанико-географов, а я бы добавил, и фитоценологов. Эта книга рассматривается ее редакторами и составителями (см. оборот ее титульного листа) как первое издание одноименного труда В. Ротмалера (в новой значительно дополненной редакции), выдержавшего с 1959 г. шесть изданий.

В 1963 г., как известно, был опубликован в той же серии («Exkursionsflora von Deutschland») особый том, подготовленный Ротмалером, в котором он совместно с рядом других, преимущественно немецких, флористов и систематиков, критически пересмотрел флору сосудистых растений ГДР и ФРГ. Это позволило значительно улучшить таксономическую часть определителя в последующих его изданиях. Рассматриваемый дополнительный том имеет большое значение для познания сосудистых растений не только ГДР и ФРГ, но и флоры всей Средней Европы и соседних частей СССР.

Настоящий определитель может считаться образцом подобного рода изданий. Он сочетает доступность изложения и пользования им с очень большой и всесторонней информацией о сосудистых растениях флоры ГДР и ФРГ. Все это и заставляет нас более подробно остановиться на композиции и содержании данной книги.

Формат этой книги (как и предыдущих изданий) достаточно портативен (19 × 11.7 см); весь текст набран довольно крупным шрифтом, напечатан на хорошей тонкой бумаге. Общая композиция рецензируемого издания в общем осталась прежней.

После предисловия следует весьма содержательное «Введение» (стр. 9—58), состоящее из ряда глав. В главе «Строение растений» приводится перечень терминов, относящихся к морфологии основных органов сосудистых растений, с краткими пояснениями и многочисленными схематическими, но очень выразительными рисунками. Глава «Биология растений» поясняет термины, касающиеся продолжительности жизни растений, их основных жизненных форм, способов опыления, распространения семян, плодов и спор. Далее идут главы «География растений» и «Обзор главнейших (таксономических, — *Е. Л.*) групп растительных сообществ», о которых далее сказано несколько более подробно. Эти две главы в рецензируемом издании подверглись особенно большой переработке и дополнениям. Вводная часть заканчивается тремя небольшими главами — «Систематические единицы и названия растений», «Охраняемые растения» и «Наставление к определению». Основная задача всех этих глав — пояснить терминологию, которая далее используется в определителе для всесторонней информации о видах флоры ГДР и ФРГ.

Главу «География растений» написали ученики проф. Г. Мейзеля — д-р Е. Егер (E. Jäger) и Е. Вейнерт (E. Weinert). Эта глава состоит из следующих разделов: ландшафты территории, охватываемой определителем; встречаемость (во флористическом смысле) видов; местообитание; общий ареал; зональность (Zonalität), т. е. приуроченность видов к «флористическим зонам» в смысле Г. Мейзеля (Meusel u. and., 1965); океаничность (Ozeanität), т. е. приуроченность видов к территориям разной степени океаничности и континентальности климата (Jäger, 1968); высотные пояса; ареалдиагноз (Meusel u. and., 1965); история среднеевропейской флоры (основные типы реликтов — гляциальные, ксеротермические — паннонские, понтические и др.). Под «ареалдиагнозом» вида понимается «формула», составленная из принятых в этом издании сокращений терминов, указывающих на приуроченность данного вида к тем или иным флористическим зонам, территориям с разной степенью океаничности и континентальности климата в пределах того или иного материка или его части. Подобные ареалдиагнозы составлены для каждого вида (в том числе и для интродуцированных) Е. Егером и Е. Вейнертом. Дана карта земного шара с флористическими зонами (всего 10 в обоих полушариях) и территориями различной степени океаничности (5 градаций) и континентальности (также 5 градаций) климата.

«Обзор главнейших групп растительных сообществ» составлен проф. Р. Шубертом. Как и в предыдущих изданиях этого определителя, принята классификация растительных сообществ, разработанная на основе принципов Браун-Бланке. Упомянуты только более крупные единицы — классы, порядки и союзы. Таким образом, в этом издании опубликован конспект (без синонимов) главнейших таксономических групп растительных сообществ Средней Европы (стр. 42—52). Для каждого класса, порядка и союза даны сокращения их латинских названий, которые далее используются при фитоценотической характеристике видов природной флоры ГДР и ФРГ. Классы сгруппированы в еще более крупные объединения, названные только по-немецки, в то время как классы, порядки и союзы именуются как по-латыни (согласно школе Браун-Бланке), так и по-немецки. При этом немецкие названия этих единиц носят описательный характер; например, союз Aceri-Fagion назван Ahornreiche Mischwälder; порядок Festucetalia valesiacae получил название Kont. Trocken- und Halbtrockenrasen и т. д. В рецензируемом издании эта фитоценотическая классификация дана более полно, чем в более ранних изданиях, с приведением авторов всех упомянутых таксонов.

Сведения об экологии и фитоценологии видов для данного издания переработали и дополнили известные немецкие фитоценологи Ф. Фукарек, Е.-Г. Ман и Г. Пассарге.

В настоящей книге, как и в предыдущих ее изданиях, имеется девять таблиц для определения семейств (во многих случаях в этих таблицах определение доводится до рода): 1) для растений без цветков (споровые растения), 2) голосеменных, 3) однодольных, 4) двудольных с простым околоцветником или без него, 5) двудольных раздельнолепестных, 6) двудольных сростнолепестных, 7) деревьев и кустарников, 8) погруженных и плавающих (на поверхности воды) растений, 9) растений, во время цветения лишенных листьев (стр. 59—87).

Бо́льшая часть книги состоит из таблиц для определения родов и видов (стр. 88—574). Следует отметить, что в этой части книги указываются и более крупные таксоны (с их краткой характеристикой), к которым относится то или иное семейство: отдел, подотдел, класс, порядок. Это дает возможность определить положение каждого вида в системе растений на любом ее уровне.

Приведем два примера характеристики экологии и фитоценологии видов.

Quercus robur L. (*Q. pedunculata* Ehrh.): «Planar-mont. LaubmischW u. Gebüsche, v (sm/mo-temp. (oz)EUR — M — K Carp.-Fag., K Querc. rob.-petr., O Querc. pub., O Rub.-Samb., K Bet.-Frang., O Prun.)» (стр. 134). Это расшифровывается в переводе следующим образом: равнинные и горные лиственные смешанные леса и кустарники; обычно субмеридиональная (где встречается в горном поясе) и умеренная зоны Европы, умеренно океанический вид (то есть встречается как в районах с океаническим климатом, так и в умеренно континентальных районах); входит в состав растительных сообществ следующих классов и порядков: K Carpino-Fagetea, K Quercetea robori-petraeae, O Quercetalia pubescentis, O Rubo-Sambucetalia, K Betulo-Franguletea, O Prunetalia, что, прибавим от себя, свидетельствует о большой эдафической и фитоценотической амплитуде *Q. robur*.

Stipa pennata L.: «Trockenrasen. Felsfluren (m-temp. (k) EURAS — V Astr.-Stip., V Brom., V Koel. glauc.)»; далее следуют два треугольника, первый из которых залит черной краской (стр. 565). Расшифровываем: суходерновинные сообщества (степные сообщества, — *Е. Л.*), растительность каменистых обнажений; меридиональная, субмеридиональная и умеренная зоны Евразии, умеренно континентальный вид (то есть встречается от умеренно океанических до евконтинентальных районов); входит в состав растительных сообществ следующих союзов: V. Astragalo-Stipion, V. Bromion, V. Koelerion glaucae; черный треугольник означает, что этот вид охраняется в ГДР а треугольник, не залитый черной краской, — что он находится под охраной в ФРГ.[1] При номере данного вида дана маленькая звездочка, отмечающая

---

[1] Как видно из предыдущего, сначала дается общая эколого-фитоценологическая характеристика вида, а «ареалдиагноз» и указания на фитоценологические таксоны даются в скобках как некоторое дополнение для более квалифицированных ботаников.

то, что *Stipa pennata* L. трактуется в определителе в широком смысле («Kollektivspecies»).

Подвиды и более мелкие внутривидовые таксоны в определителе не упоминаются. Виды, представленные на территории, охватываемой определителем, несколькими подвидами, отмечены двумя звездочками, а виды с несколькими подвидами в Средней Европе, но с одним в ГДР и ФРГ — также двумя звездочками, заключенными в скобки. За необходимыми справками, касающимися внутривидовых единиц (подвидов и более мелких), предлагается (см. стр. 53) обращаться к четвертому тому определителя («Kritischer Ergänzungsband Gefässpflanzen», 1963) и к специальной литературе.

В настоящем определителе пронумеровано 2796 видов диких и культурных сосудистых растений флоры ГДР и ФРГ.

Таблицы для определения иллюстрированы многочисленными, в большинстве случаев аналитическими рисунками, очень простыми и изящными, лишенными излишней штриховки. Эти рисунки действительно помогают определять растения, а не только украшают книгу.

Книга снабжена богатым справочным аппаратом: указатели терминов (с краткими их пояснениями), авторов латинских названий растений (с датами жизни), обзор системы сосудистых растений флоры ГДР и ФРГ (отделы, подотделы, классы, порядки, семейства с латинскими и немецкими наименованиями всех этих таксонов), указатели немецких названий растений, латинских названий растений (виды указаны только для политипных в области флоры родов). Пояснения довольно многочисленных сокращений даны на обороте переплета и на форзаце.

Таковы композиция и богатое содержание этого определителя.

Несколько критических замечаний. Все же очень жаль, что не указаны подвиды, представленные во флоре ГДР и ФРГ. Это сильно обедняет издание.

Как упомянуто выше, вся книга (кроме немецких и латинских названий таксонов) напечатана одним и тем же убористым шрифтом. Однако часть текста, касающуюся экологии, фитоценологии и ботанической географии видов, можно было бы напечатать более мелким шрифтом; это облегчило бы пользование определителем, в том числе и сам процесс определения, и дало бы возможность указать подвиды. Вероятно, можно было бы несколько сократить вводную часть, сведя ее в основном к пояснениям принятой терминологии. Культивируемые виды не следовало включать в общую нумерацию видов, чтобы выделить природную часть флоры.

Как отчасти уже указано выше, это издание книги о сосудистых растениях флоры ГДР и ФРГ следует рассматривать как образец сжатого, но весьма информативного определителя растений флоры, хорошо изученной в таксономическом, ботанико-географическом и фитоценологическом отношениях. Коллектив редакторов и составителей проделал очень большую работу по дальнейшему улучшению и пополнению новыми данными рецензируемой книги, которую можно считать одним из наиболее совершенных определителей сосудистых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Jäger E. (1968). Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. Feddes Repertorium, 79. — Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena. — Rothmaler W. (1963). Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Ergänzungsband Gefässpflanzen. Berlin.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 10 IV 1973).

УДК 019.941 : 05 : 581.55 (438)

Phytocoenosis. Biuletyn Fitosocjologiczny. Warsawa—Białowieża. Vol. 1, N 1, 1972. (**Фитоценоз.** Фитосоциологический бюллетень. Варшава—Беловежа. Том 1, № 1, 1972)

P. L. GORCHAKOVSKY. (A REVIEW). PHYTOCOENOSIS. PHYTOSOCIOLOGICAL BULLETIN. 1972

С 1960 по 1972 г. Отдел прикладной фитосоциологии Варшавского университета совместно с Беловежской геоботанической станцией, находящейся в ведении того же университета, публиковал под редакцией В. Матушкевича (W. Matuszkiewics) и Я. Фалиньского (J. Falińsky) серию трудов под названием «Materiały Zakładu Fitosocjologii Stosowanej Uniwersytetu Warszawskiego». Всего было издано 28 выпусков, содержащих 70 статей 33 авторов; общий объем всех выпусков около 1400 страниц, не считая вкладок и карт. В этой серии упомянутые учреждения публиковали часть своих законченных исследований, библиографические обзоры, тексты докладов, сделанных

на организованных ими симпозиумах и конференциях, а также напечатали путеводитель Международной фитогеографической экскурсии по северо-восточной части Польши, состоявшейся в 1963 г. Необходимо подчеркнуть, что в этих «Материалах» были опубликованы первые карты потенциальной естественной растительности ряда районов Польши.

Начиная с 1972 г., вместо «Материалов» стал выходить периодической орган — «Phytocoenosis. Biuletyn Fitosocjologiczny».

Бюллетень будет издаваться ежеквартально, каждые 4 выпуска составят том. Тематика и целевая направленность издания в основном сохраняются прежними. В нем будут публиковаться главным образом статьи сотрудников кафедры фитосоциологии и экологии растений Варшавского университета и его Беловежской геоботанической станции, труды симпозиумов и конференций. Преимущество будет отдаваться статьям, посвященным влиянию человека на растительный покров, картографии растительности и экологии растительных сообществ. Здесь же будет продолжаться публикация «Фитосоциологической библиографии Польши» и «Библиографии польских фитосоциологических карт». Редактор нового издания — Я. Фалиньский, члены редколлегии — А. Костровицкий (A. Kostrowicki) и В. Матушкевич. Эмблема нового журнала, помещенная на титульном листе и на обложке, — элемент стилизованного изображения растения в народном творчестве Подлясья (музейного экспоната вышивки из деревни Лозинки на границе Беловежского национального парка).

Объем первого выпуска за 1972 г. — 96 страниц (не считая вклеек, вкладок и карт), тираж 625 экз. В нем опубликованы 3 статьи (на польском языке, с резюме на английском или французском языках).

Выпуск открывает статья **К. Фалиньской** (K. Falińska) о фенологической реакции видов на фитосоциологическо-экологические различия в сообществах Tilio-Carpineta Беловежского национального парка. В ней излагаются некоторые результаты комплексных фенологических наблюдений, проведенных в 1952—1972 гг. Объектом исследования послужила многовидовая ассоциация смешанного леса Tilio-Carpinetum, в пределах которой выделено 4 субассоциации. Оказалось, что сравниваемые субассоциации различаются по числу особей, вступающих в генеративный цикл, по повторяемости фенофаз в отдельные годы, а также, хотя и в меньшей степени, по времени наступления отдельных фенофаз.

В статье **А. Квятковской** (A. Kwiatkowska) приведены результаты анализа гомогенности травяного яруса фитоценоза с использованием непараметрического серийного теста. Исследовалось сообщество термофильного дубового леса Potentillo albae-Quercetum в заповедной территории Беловежского национального парка. Материал собран и обработан с применением методики градиентного анализа и критерия присутствия—отсутствия. Автор полагает, что показателем гомогенности фитоценоза может служить случайное распределение слагающих его видов. Выяснилось, что, несмотря на физиономическую гомогенность, травяной покров изученного сообщества по признаку распределения видов гомогенен лишь относительно и только в пределах некоторых ограниченных участков.

Статья Я. Фалиньского посвящена потенциальной естественной растительности центральной части Мазурского озерного края (Поозерья). В сущности, это пояснительный текст к очередному листу «Карты растительности Польши», опубликованному автором в 1971 г. и включенному в виде приложения в данный выпуск. Предыдущие листы были опубликованы Я. Фалиньским и В. Матушкевичем в 1966, 1967 и 1970 гг. в черно-белом исполнении. Этот лист — первый многокрасочный; в некоторых отношениях его можно рассматривать как пробный; это выражается хотя бы в том, что на данном листе одна и та же карта изображена в трех последовательных масштабах: 1 : 200 000, 1 : 300 000 и 1 : 500 000. В статье рассматриваются различные методические и теоретические проблемы картирования потенциальной естественной растительности.

Первый выпуск ежеквартальника «Фитоценоз» очень интересен и содержателен. Можно поздравить наших польских коллег с появлением нового периодического органа. Нет сомнения, что это издание быстро завоюет известность и найдет широкий круг читателей в СССР.

П. Л. Горчаковский.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР,
Свердловск.

(Получено 2 III 1973).

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.44 : 581.526.42

Pál Jakucs. Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen (Quantitative und qualitative Untersuchungen über die synökologischen, phytözonologischen und strukturellen Verhältnisse der Waldsäume). Akademiai Kiadó, Budapest, 1972 : 228, 41 рисунок, 16 фотографий, 77 таблиц. **(Пал Якуч.** Динамическая связь лесов и лесных полян. Количественные и качественные исследования синэкологических, фитоценологических и структурных отношений в лесных опушках, 1972)

YU. N. NESHATAEV. *PAL JAKUCS.* THE DYNAMIC CONNECTION OF FORESTS AND MEADOWS. THE QUANTITATIVE AND QUALITATIVE INVESTIGATION OF SYNECOLOGICAL, PHYTOCOENOLOGICAL AND STRUCTURAL RELATIONSHIPS IN FOREST EDGE. 1972

Монография Пала Якуча (Pál Jakucs) является заметным событием в европейской фитоценологии последнего времени. Пал Якуч — известный венгерский геоботаник (фитоценолог), многие работы которого посвящены экологическому и фитоценологическому изучению дубовых лесов юго-востока Средней Европы. Хорошее владение всеми современными методами фитоценологических исследований, личное знакомство с растительностью не только Венгрии, но и других стран Средней и Западной Европы, а также контакты со многими крупными геоботаниками западно-европейской школы Браун-Бланке позволили Якучу детально разобраться не только в довольно частном вопросе о динамике лесных опушек в венгерской лесостепи, но и обсудить многие принципиальные проблемы современной европейской фитоценологии.

Книга Якуча, состоящая из 5 глав, представляет исключительный интерес как по детальности и всесторонности анализа, так и по значимости выводов, сделанных на основе исследования опушек лесов из пушистого дуба (*Quercus pubescens*) и субсредиземноморских кустарников (*Cotinus coggygria*) в зоне контакта их с травяными ксерофильными сообществами. Эти сообщества широко распространены в Среднедунайской низменности (Паннонии) на каменистых склонах хребта Баконьский лес в районе оз. Балатон и образуют своеобразный ландшафт «склоновой лесостепи» (Hang-Waldsteppe-complex) Венгрии.

В первой главе автор стремился наиболее полно и объективно охарактеризовать основные элементы этих опушек, называемые им «биоединицами» (Bioeinhaiten), которые трактуются в рамках понятий экосистемы и выделяются по структурно-физиономическим признакам как части ландшафта лесостепи. Они отнесены к соответствующим ассоциациям по наличию характерных и дифференциальных видов.

1. Ксеротермные дернины или лужайки (Rasen) с участками, лишенными травяного покрова и покрытыми доломитовым щебнем. Ass. Seseleo (leucospermi) — Festucetum glaucae.

Анализируя приведенные в работе детальные списки описаний, можно назвать эту ассоциацию по преобладающим в ней видам молочайно-жабрицевой с ковылем красивейшим и развитым моховым покровом из *Ditrichum flexicaule* и др. (*Seseli leucospermum*, *Euphorbia seguieriana* ssp. *minor*, *Stipa pulcherrima*, *Carex humilis*, *Paronychia cephalotes*).

2. Опушка (Saum) из кустарников и деревьев. Ass. Cotino-Quercetum pubescentis, где преобладает скумпия высотой до 80 см, а травостой образуют *Carex humilis*, *Festuca sulcata*, *Bromus erectus*.

3. Кустарниковый лес (Buschwald) или мелколесье, Ass. Cotino-Quercetum pubescentis. Высота деревьев до 4—5 м. Кроме пушистого дуба, здесь растут *Fraxinus ornus*, кустарники: *Cotinus coggygria*, *Euonymus verrucosa*, *Cornus mas*. Среди видов травостоя наиболее обильны *Carex humilis*, *Anthericum ramosum*, *Festuca sulcata*.

4. Сомкнутый лес. Ass. Orno-Quercetum pubescenti-cerris. Древостой достигает высоты 11 м, кустарники до 3 м, сравнительно редкий травяной покров из *Brachypodium pinnatum*, *Glechoma hirsuta*, *Oryzopsis virescens*.

Каждый участок этих ассоциаций был описан автором на 29—33 площадочках размером в 1 м^2, распределенных рендомизированно по ходу трансекта от лужаек до леса. Для выявления мозаики растительности использованы материалы обычной аэросъемки, а также фотоснимки, с аэростатов м. 1 : 100 («баллонная» съемка, по автору). Для исследованных участков характерны мозаичность и комплексность покрова, а сами низкорослые дубняки имеют много общего с гырнецовыми дубравами Молдавии и аналогичными дубняками лесостепного среднегорного Крыма. Методом мелких квадратов оказалось возможным не только учесть видовой состав этой пестрой мозаики растительности, но и дать количественную оценку роли вида в сложении покрова исследованных единиц (проективное покрытие почвы в дм^2, встречаемость).

Во второй главе для характеристики экологических особенностей изучаемых элементов опушек Якуч провел достаточно детальные микроклиматические и почвенные исследования, обрабатывая материал как традиционными «классическими» методами, так и с использованием математико-статистических приемов анализа для вы-

явления достоверности различий между показателями среды разных экотопов и более точного выявления зависимостей между ними и структурой растительного покрова (факторный анализ). Автор установил, что уже в зоне контакта лужаек и низкой опушки заметны крупные различия в микроклиматических условиях (изменение освещенности, теплового режима и влажности почвы). В свою очередь микроклимат опушечных экотопов заметно отличается от климата лесных участков, особенно по ветровому режиму.

Анализ почвенных факторов (содержание гумуса, Са, солей азота, фосфора, гидролитическая кислотность) сопровождался выявлением потенциальных возможностей почв исследуемых экотопов. Инкубационным методом (по М. В. Федорову) в лаборатории определялась нитрификационная способность почв. В итоге анализа почвенных факторов, в том числе с помощью статистических методов (D^2-анализ и дисперсионный анализ) Якуч приходит к выводу, что наиболее существенные различия в почвах наблюдаются между лесом и опушкой, в то время как изменения в опушке по сравнению с открытыми лужайками еще не достигают существенных величин. Это отражается и в разных типах литоморфных почв под лесом (коричневые рендзины) и остепненными луговинами (черные рендзины). Таким образом, в отличие от микроклиматических факторов, по которым травяные фитоценозы экологически уже достаточно отчетливо отличаются от опушки, почвенные изменения идут медленнее. Различия в почвах между опушкой и лесом лишь намечаются, в основном по содержанию гумуса в результате накопления большей биомассы и частичного заноса органического вещества ветром с открытых пространств.

Для выявления экологических различий между фитоценозами опушек, лужаек и лесов автор широко применяет также индикационные шкалы TWR (T — температура, W — влажность почвы, R — почвенная реакция), составляемые на основе анализа эколого-ценотических групп. При этом он использует как простые шкалы П. С. Погребняка и Д. В. Воробьева, так и более детальные — Элленберга, Скамони и других, совершенно не упоминая о шкалах Л. Г. Раменского. Хотя и с оговорками об относительности этих шкал, Якуч использовал их для выяснения различий между экотопами. Так, наибольшие различия между луговинами и опушкой отмечены по тепловому режиму. По содержанию влаги разница изученных местоположений невелика. По почвенной реакции максимальные различия отмечены между лесом и редколесьем. В целом, сравнение экотопов по комплексной оценке (TWR) показывает, что самые большие различия существуют между сомкнутым лесом и редколесьем, а затем между лужайками и опушкой. Все промежуточные экотопы (низкая и высокая опушка и редколесье) едины в экологическом отношении и между ними не может быть проведена четкая экологическая граница.

Третья глава посвящена анализу структуры и фитоценотического состава сообществ лужаек, опушки и сомкнутого леса на основе исследования модельных пробных площадей, заложенных в районе оз. Балатон. В отличие от методики описания, применяемой последователями Браун-Бланке, автор использует статистические методы для анализа мелких квадратов (1 $м^2$) с учетом на них проективного покрытия, встречаемости, а также захождения на площадку проекций крон деревьев. Хотя площадки закладывались рендомизированно, но участки с голым грунтом (характерный участок этих литоморфных почв) автором не учитывались в дальнейшем. Анализ видового состава всех площадок велся по эколого-фитоценотическим группам видов, являющихся характерными или дифференциальными для соответствующих фитоценологических единиц системы Браун-Бланке (союзов, порядков и классов). Сравнивая долю участия соответствующих ценотических групп видов по покрытию ими почвы и встречаемости, автор делает выводы о фитоценотической близости изучаемых единиц растительности. Существенно, что такие сравнения проводятся для каждого яруса (древесного, кустарникового, травяного). В итоге Якуч делает вывод, что по фитоценотическим показателям опушка ближе к лесу, хотя и имеет ряд существенных структурных отличий от него. Анализируя вертикальную структуру всех изученных сообществ контактной зоны и учитывая процент участия в них фитоценотических групп видов, а также используя коэффициенты сходства между биоединицами, автор выделяет три самостоятельные ассоциации в этом районе: 1) Chrysopogono-Caricetum humilis balatonicum — остепненные лужайки с золотобородником, очень похожие на бородачевые степи Крыма; 2) Cotino-Quercetum pubescentis balatonicum — кустарниковый лес, включающий также низкую и высокую опушки; 3) Orno-Quercetum pubescenti-cerris pannonicum — сомкнутый лес.

Автор не ограничивается только выделением ассоциаций по соотношению ценотических групп видов, относя их к следующим округам (Division): Festuco-Bromea — растительность лужаек с преобладанием субсредиземноморских видов и Querco-Fagea — опушку и сомкнутые лесные сообщества; он выделяет также по степени встречаемости и покрытию почвы лесостепные элементы и виды, характерные для ксеротермных лугов и лесов Паннонии. Среди этой группы видов ясно вычленяются дифференциальные виды, которые западноевропейскими геоботаниками относились к классу «Trifolio-Geranietea»; это, по мнению Якуча, подтверждает специфичность опушечных экотопов.

Данные описаний мелких квадратов позволили также провести вариантный анализ фитоценотического состава и регрессионный анализ покрытия почвы видами разных ценотических групп в связи со степенью сомкнутости кустарникового и древесного ярусов. Эти материалы также показывают большие фитоценотические сдвиги прежде всего на границе лужаек и опушки, что, как отмечает автор, видно и на глаз, без сложного анализа. Далее Якуч делает важный вывод, противоречащий прежним высказываниям об опушках: несмотря на флористическое и ценотическое сходство

отдельных элементов опушки (низкой опушки, высокой опушки и кустарникового леса), они хорошо расчленяются по структуре и физиономии, и «едва ли можно говорить об их континууме» (стр. 125). Это дает право рассматривать их как самостоятельные фитоценозы, несмотря на то, что промежуточные звенья этого комплекса имеют между собой небольшие различия. Сопоставляя поведение лесных видов Querco-Fagea и видов ксеротермных лугов Festuco-Bromea под сомкнутым пологом древостоя, Якуч делает вывод, что область Паннонии благоприятна для развития лесного типа растительности.

Четвертая глава монографии посвящена разбору различных фитоценологических взглядов и их критике. Лесные опушки изучались уже давно многими крупными геоботаниками Европы, начиная с Тенсли (A. G. Tensley, 1911) и кончая Тюксеном (R. Tüxen, 1968), Вагнером (H. Wagner, 1968) и другими. Якуч начал проводить специальные исследования опушек ксеротермных лесов с 1961 г. в странах Балканского полуострова, Чехословакии, Австрии, ГДР, Румынии, Польше и Франции и проанализировал литературу по СССР. Вместе с Миллером, Обердорфером и другими геоботаниками он совершил экскурсию в ФРГ, где подробно изучал опушечные сообщества, описанные ранее Тюксеном. Материалы этих исследований были частично опубликованы ранее, а в рассматриваемой нами работе дается критический разбор всех высказываний об опушках, которые известны в науке к настоящему времени. Особому разбору подвергались взгляды Тюксена, давшего в 1952 г. детальный фитоценологический анализ опушек с позиций школы Браун-Бланке. Уже в 1961 г. Якуч выступил с критикой западноевропейской систематики опушечных сообществ, пытаясь разобраться в той терминологической неразберихе в названиях различных союзов, порядков и классов, к которым различные авторы относили эти переходные сообщества, часто отрывая их от лесов. Он считает, что опушечные сообщества надо рассматривать прежде всего вместе с лесами. Это подтверждается, по его мнению, прежде всего наличием группы дифференциальных видов опушек, относящихся к видам субсредиземноморских субконтинентальных теплолюбивых ксеротермных лесов класса Quercetea pubescenti-petraeae (Jakucs, 1961).

Автор формулирует также важное положение, что построение фитоценотических единиц на основе анализа характерных видов возможно лишь при полном учете материала, принадлежащего к одному типу растительности в пределах одной области растительности и, по-возможности, в центре ареала этого типа, а не только на его краях. Именно в центре своей области распространения все характерные виды опушек находятся в условиях их оптимального развития и жизненности, достигая наивысших величин константности, верности и социабильности. Неудачи предшествующих исследователей, выделявших множество новых таксонов (порядков, классов и т. п.), Якуч объясняет пренебрежением этим правилом. Здесь же автор призывает, кроме традиционных методов школы Браун-Бланке, учитывающих фитоценотические, экологические и биогеографические связи, шире применять статистические методы и обращать внимание не только на присутствие видов, но и на степень их доминирования, физиономию и структуру сообществ.

Якуч подробно разбирает взгляды многих исследователей на классификацию опушек, которые то выделяли особый опушечный класс Trifolio-Geranietea (Braun-Blanquet), то союз или порядок Prunetalia (Tüxen), или Prunetalia и Origanetalia в рамках класса Querco-Fagetea (Bolos), то союз Astragalo-Stipion (Wendelberger). Приводятся высказывания и тех геоботаников, которые считают необходимым рассматривать не всю опушку, а отдельные элементы ее мозаики в качестве самостоятельных ассоциаций (Barkman, 1968). Такой подход сильно настораживает сторонников школы Браун-Бланке, так как в этом они видят опасность дробления ассоциаций и отступление от их принципов. Как указывает Якуч, по их мнению (Westhoff, 1968), это может привести к тому, что «мы отрубим сук, на котором сидим» (стр. 139). Автор приходит к выводу, что в настоящее время во всей Европе преобладает неясность в вопросе о классификации опушек, кустарниковых сообществ, редколесий и вырубок.

Автором была проведена большая работа с применением статистических методов анализа огромного количества описаний (2455), опубликованных в западноевропейской литературе. Из этих списков было отобрано 19 видов растений, характерных для класса Trifolio-Geranietea; в подавляющем большинстве случаев они приурочены к ксеротермным дубовым лесам и наиболее типичны в субконтинентально-субсредиземноморской области, выступая часто как ясно выраженные члены лесостепного комплекса. Здесь же расположен их экологический оптимум. Оптимальной по условиям для этих видов является, в частности, Среднедунайская равнина (Паннония), где эти виды достигают максимума своей встречаемости и доминирования и теснейшим образом связаны с окраинами зональных сообществ лесов и кустарников лесного класса Quercetea pubescenti-petraeae. Здесь же, на стр. 149, приводится карта ареала ксеротермных дубовых лесов этого класса и показана приуроченность опушечного класса Trifolio-Geranietea к северо-западной окраине области распространения этих лесов. К этому лесному классу отнесены все дубовые леса не только Западной Европы и юга Средней Европы, но и дубравы СССР до Урала включительно, а также леса Северного Кавказа и Крыма. На наш взгляд, такая систематическая единица слишком разнородна в фитоценотическом и экологическом отношениях.

Считая типичные опушечные виды выходцами ксеротермных лесов юга Средней Европы, в том числе и Паннонии, автор отмечает, что в остальных частях своего ареала они могут обитать вне лесов, на южных склонах в северных районах и на северных — в более сухих южных, заходя там в мезофильные леса. В таких краевых зонах

у них наблюдается усиленное побегообразование. Примером может служить *Geranium sanguineum* в Западной Европе.

Разбирая общие положения западноевропейской систематики сообществ, Якуч отмечает большие затруднения, с которыми сталкиваются исследователи районов, где выражены комплексность и мозаичность, так как чисто «социолого-флористические» принципы школы Браун-Бланке вступают в противоречие с физиономическими и динамическими аспектами. Особенно это имеет место при выделении низших таксономических единиц растительности. Тюксеновской принцип «последовательного разложения на строительные камни» не может быть логически применен для сложных форм растительного покрова, без отступления от основного принципа франко-швейцарской школы. В связи с этим автор критически относится к так называемым характерным видам, на основе которых были выделены западноевропейскими геоботаниками различные ассоциации, союзы, порядки и классы чисто местного значения («loci classici»). Якуч считает, что выделение характерных видов должно вестись с учетом обширных ботанико-географических областей, а не в пределах местных регионов с нарушенной естественной растительностью. Точно так же он призывает и к упорядочению выделения дифференциальных видов высших таксономических единиц с учетом их верности и социабильности в центре ареала.

Специальный раздел четвертой главы посвящен детальному разбору физиономического принципа при классификации сообществ, которому в традиционной школе Браун-Бланке отведено одно из последних мест. Автор ставит законный вопрос: каким связям надо отдать предпочтение при классификации растительности, физиономическим или флористико-социологическим? Этот вопрос приобретает особую остроту при анализе растительности контактных зон, особенно лесных опушек, кустарников, вырубок и других форм растительности с ясной мозаичностью и комплексностью, где сталкиваются и доминируют растения часто различных жизненных форм. Якуч специально заостряет эту проблему, так как внутри школы Браун-Бланке уже давно назрел кризис в связи с учетом роли физиономических признаков при классификации растительности (Tüxen, 1964; Oberdorfer, 1965). Возник своеобразный «бунт», особенно четко выраженный в высказываниях Обердорфера (1965). С другой стороны, автор говорит о наступлении формационного подхода, переживающего якобы свой Ренессанс (работы Doing, 1963; Passarge, 1966). Эти работы, по мнению Якуча, вносят «путаницу» и «беспорядок» в казалось бы стройное здание прежних флористико-социологических концепций. Выход из этих серьезных противоречий автор видит в проведении одинаковым методом в пределах всего европейского региона обширных и детальных фитоценологических исследований всех физиономически различных единиц растительности с особым вниманием к комплексности и мозаичности. Выделять ассоциации в таких физиономически различных формах растительного покрова Якуч предлагает на основе анализа видовых комбинаций (хотя бы внутри небольших площадей это будут не настоящие, а локальные ассоциации). Что же касается высших единиц классификации, то они должны выделяться на основе анализа характерных видовых комбинаций с учетом их развития в центральных частях ареала выделяемых единиц. Автор считает, что такой подход обеспечит объективность фитоценологических систем и позволит, наконец, удовлетворить запросы прикладной ботаники и практики, для которых физиономические признаки более доступны, проще усваиваются и более понятны. Такой формационный подход и усиление физиономического единства ценотических единиц, по его мнению, позволят упорядочить, наконец, основные единицы опушечных и прочих переходных сообществ в контактных зонах и прекратить «дрожжеподобный» рост новых ценологических единиц высшего ранга. С другой стороны, автор предостерегает, указывая на то, что учет физиономичности (явления очень подвижного и изменчивого во времени) может привести к ценологической непоследовательности при классификациях, особенно при анализе нарушенных и культивируемых форм растительности.

Якуч считает, что все природные и полукультурные заросли необходимо связывать с соответствующими зональными или экстразональными лесными типами в высших ценотических категориях, а неустойчивые и подвижные сообщества расценивать как стадии (сукцессии).

В связи с анализом ценотических отношений рассматривается и полевая методика описаний пробных площадей; должны учитываться также виды деревьев и кустарников, кроны которых лишь находятся над учетной площадкой, а стволы располагаются за пределами ее. Это особенно важно для правильного анализа опушечных сообществ.

Последняя, пятая, глава освещает процесс побегообразования растений и показывает его огромное значение для понимания динамики лесных опушек и контактных зон. Здесь автор также широко ставит проблему с учетом ее значения для современных фитоценологических исследований. Вслед за Пензе (Penzes, 1958) автор рассматривает многостебельность растений (Polycormon) как особое свойство, аналогичное по своему значению ежегодному вертикальному приросту древесных пород. Способность растений давать массу побегов рассматривается как важнейшее приспособление к крайним климатическим колебаниям на протяжении ледникового периода, которое позволило им лучше удерживать занимаемую территорию. Многие виды опушечных местообитаний (*Polygonatum odoratum*, *Brachypodium pinnatum*, *Geranium sanguineum*) на краю своего ареала дают большое количество вегетативных побегов, завоевывая таким образом новые территории и создавая максимальные запасы массы, в то время как в центре

ареала они размножаются преимущественно семенами. Сходная картина наблюдается и на вырубках.

В течение трех лет Якуч наблюдал изменение границ колонии *Geranium sanguineum* и других растений на остепненных лугах и в зарослях пушистого дуба, измеряя прирост надземных и подземных побегов, отмечая их густоту и фенологию. Рост надземных и подземных побегов герани был лучше всего в лесу и на опушке, а не на лугу, где преимущественно развиваются запасающие корни, а не обычные корни дихазиевого типа. Установлена также интересная положительная линейная зависимость между высотой надземных побегов и длиной подземных органов, между средней величиной годичного прироста побегов и величиной годичного увеличения площади колонии побегов. Выявлена зависимость темпов роста от экологических факторов (испарения влаги из почвы, силы ветра). Быстрое развитие вегетативных побегов и образование зарослей в опушечных фитоценозах приводит к существенному изменению микроклиматических условий, что влияет прежде всего на прорастание семян и развитие всходов. Из факта обильного побегообразования видов в крайних условиях автор делает вывод, что всякое повышение массы вида в таких условиях будет положительно влиять на его социабильность, что в свою очередь приведет к неправильной оценке этих видов как верных (характерных). В связи с этим Якуч предлагает пересмотреть критерии для установления характерных видов (особенно видов союзов, порядков и классов), учитывая негативную роль в этом отношении повышенного побегообразования.

Придавая большое значение побегообразованию растений в сукцессиях, автор приводит схему, иллюстрирующую процесс возникновения леса среди луговых сообществ, состоящий из четырех последовательных фаз, начиная с появления травянистых «поликормных» растений, затем кустарников и кончая формированием сомкнутого леса. Однако он не ограничился анализом восстановительных сукцессий, а попытался нарисовать картину дальнейшей эволюции такого лесного острова среди остепненных лугов, когда в центре его с возрастом идет распад древостоя и появляется поляна со степными элементами. Со временем это лесное кольцо с поляной внутри разрывается и возникает несколько островков леса, окруженных опушками из редколесий и кустарников. Такие ритмические флуктуации, по автору, имеют место в природе там, где человек не нарушает естественные условия. Аналогичные взгляды были высказаны в свое время Г. Э. Гроссетом (1930) для среднерусской лесостепи, на работу которого имеется ссылка. Зато многие факты, описанные еще в прошлом веке классиком русского степного вопроса Г. И. Танфильевым в его работе «Пределы лесов на юге России» (1894), к сожалению, не нашли отражения в рецензируемой работе, где среди 473 литературных источников отмечено 28 русских авторов.

Заканчивая обсуждение этой свежей по мыслям, оригинальной и очень нужной фитоценологической работы, необходимо отметить, что значение ее заключается не только в детальном и обстоятельном разборе вопроса о взаимосвязях лесов и лугов Средней Европы, но и в том, что в ней дан критический анализ современного положения в европейской фитоценологической школе Браун-Бланке. Якуч ясно видит ее многие недостатки, особенно связанные с несовершенством классификаций растительности, и предлагает в качестве выхода из этого положения больше учитывать физиономию и структуру сообществ, сближаясь в этом с советской (русской) геоботанической школой; но оставаясь верным «альма матер», он останавливается на полпути, не решаясь перейти от простого учета физиономических признаков к более полному учету доминирования при классификации сообществ. В связи с этим хочется сослаться на монографию В. Д. Александровой «Классификация растительности» (1969), где также дан обстоятельный обзор современного положения в крупнейшей европейской геоботанической школе Браун-Бланке и отмечаются ее положительные и отрицательные стороны, в том числе и критические высказывания самих сторонников этой школы (Ellenberg, 1956). В свое время А. П. Шенников в статье «О некоторых спорных вопросах классификации растительности» (1958) давал анализ школы Браун-Бланке и указал на экологичность ее единиц и призвал к созданию единой системы классификации растительности. Якуч сделал определенные шаги в этом направлении. Сближение различных геоботанических школ нашего континента, видимо, возможно прежде всего в вопросах создания крупных единиц типа округ (Division), близких по смыслу, но не по объему, к фратриям В. Б. Сочавы (1964). Можно согласиться с неоднократно высказываемой автором монографии мыслью, что «растительность не знает границ стран» (стр. 169), это лишний раз заставляет нас думать о разработке единых принципов классификации растительного покрова нашей планеты.

Ю. Н. Нешатаев.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 12 XII 1972).

УДК 019.941 : 002.01 : 581.522.4 (98)

Д. В. О. Savile. Arctic adaptations in plants. Monographs, № 6. Research Branch, Canada Department of Agriculture, Ottawa, 1972 : 1—81. (Д. Савиль. Адаптации растений в Арктике, 1972)

N. V. MATVEYEVA. (A REVIEW)

Адаптация растений к условиям среды является фундаментальной проблемой, так как она дает ключ к решению многих вопросов, таких как происхождение и формирование различных жизненных форм и экологических типов, эдификаторная роль тех или иных видов или групп видов в растительных сообществах, причины доминирования определенных растений в различных зонах и многие другие.

Для арктических районов эта проблема представляет не меньший, а по ряду причин даже больший интерес, чем для других зон земного шара. К таким причинам можно отнести по крайней мере следующие: крайняя суровость физических условий в Арктике, наличие в минимуме таких важнейших для роста и развития растений факторов среды, как тепло и свет, молодость арктической флоры и растительного покрова (а следовательно, краткость периода, в течение которого шло приспособление растений к новой среде). Это дает все основания полагать, что процесс приспособления растений к арктическим условиям далеко не закончен. Какие приспособления позволяют тем или иным группам растений проникать далеко на север, закрепляться там, а в ряде случаев и процветать и какова природа этих приспособлений? Решение этой проблемы имеет не последнее значение для выяснения происхождения арктической флоры и объяснения формирования современной арктической растительности.

Знание арктических растений на современном этапе развития тундроведения столь недостаточно, что обсуждать проблему адаптации всех групп растительного царства одинаково детально просто невозможно. Сознавая это, автор рецензируемой монографии Д. Б. О. Савиль главное внимание сосредоточил на цветковых растениях (большей частью основываясь на литературных данных), а также на грибах (использовав оригинальные материалы), и лишь в самых общих чертах коснулся мхов, лишайников, водорослей и сосудистых споровых.

Как указывает автор, анализ таксономического разнообразия ряда родов показывает, что арктическая флора представляет собой продукт внедрения растений из различных районов, которые адаптировались в Арктике несколькими путями. Они могли быть предварительно вполне адаптированы в альпийских условиях, а затем легко акклиматизировались и широко распространились в Арктике. Фенотипически пластичные растения могли адаптироваться морфологически и физиологически, и наконец, ряд видов в результате рекомбинации генов и отбора мог генотипически приспособиться к тем или иным факторам среды в Арктике.

Автор дает краткую характеристику тех факторов среды, которые, по его мнению, оказывают наиболее существенное влияние на жизнедеятельность арктических растений: низкие температуры воздуха и почвы в летнее и зимнее время; краткий вегетационный период с длительным освещением, но довольно низкой интенсивности; сильные ветры, повреждающие и даже уничтожающие растения, но в то же время способствующие их распространению; небольшое количество летних осадков и неглубокий снежный покров зимой; небольшое содержание азота в тундровых почвах; низкая плотность птиц и млекопитающих, что уменьшает возможность распространения зачатков растений. Автор справедливо указывает, что часто невозможно определить или выделить какой-либо фактор, вызвавший те или иные адаптивные изменения; один и тот же приспособительный механизм может обеспечивать различные защитные функции организма.

Можно предполагать, что одно из важнейших адаптивных приспособлений арктических растений — их зимоустойчивость; но в этом отношении они, видимо, незначительно отличаются от альпийских видов и от растений умеренных континентальных районов.

Наиболее вредными воздействиями на растения зимой являются снеговая абразия и иссушение. Морфологические приспособления арктических растений к этим факторам — образование стелющихся форм, экологические — поселение в наиболее защищенных депрессиях рельефа. Можно было бы ожидать, что почки арктических растений хорошо защищены твердыми чешуями, предохраняющими как от механического повреждения, так и от иссушения. Но как показал Серенсон (Sørenson, 1941), высокоарктические виды растений обычно имеют лишь пассивную защиту (покрыты старыми листьями), или же их почки совсем не защищены. Такое явное несоответствие объясняется тем, что твердые почечные чешуи препятствуют быстрому весеннему развитию и, следовательно, не создают приспособленности к краткому арктическому вегетационному периоду. Следствием снеговой абразии является также карликовость арктических растений. Но обычно это лишь фенотипическое приспособление, что указывает на недавнюю и неполную адаптацию к суровым арктическим условиям.

В отличие от растений умеренного пояса арктические виды должны противостоять не только зимним холодам, но и летним, в частности внезапным заморозкам в разгар вегетации. Растения в таких случаях промерзают полностью, но затем, как только позволит погода, начинают немедленно функционировать. Механизм такой

летней морозостойкости арктических растений пока неизвестен. Больше имеется данных об адаптации к низким летним температурам воздуха в течение вегетационного периода. Приспособления к этому фактору можно разделить на морфологические и физиологические. К первым относятся формирование розеточных и подушковидных, простратных форм и карликовость, что позволяет растениям функционировать в наиболее благоприятном для жизни приземном слое воздуха и уменьшает скорость ветра между листьями. К этим приспособлениям автор относит и интенсивность окраски различных частей растений; от этого зависит степень их нагревания: сильно пигментированные растения могут поглощать достаточно тепла и начинать рост даже под снегом. Такой приспособительный признак, как густое опушение, по мнению автора, нельзя рассматривать как арктический, так как оно широко развито и у альпийских растений, и служит им защитой от интенсивной инсоляции. Можно предполагать, что опушенность арктических растений в целом происходит от альпийских растений и подверглась лишь небольшим изменениям. По мнению Савиля, опушенность имеет несколько значений: защита почек от зимней абразии, уменьшение циркуляции воздуха и, следовательно уменьшение испарения.

Все перечисленные выше приспособления могут быть фенотипическими или генотипическими. В последнем случае растения мало меняют свой габитус, когда они попадают в условия умеренного климата.

Из физиологических приспособлений можно отметить способность арктических растений к метаболизму при низких температурах. Причем эта способность может быть проявлением лишь их холодостойкости (приблизительно одинаковый рост при различных температурах), или же действительной адаптацией (т. е. такие растения имеют максимум фотосинтетической активности при низкой температуре). Последнее свойство может быть обусловлено генетически, как это было показано, например, для *Oxyria digyna* (Money and Billings, 1961). Но таких экспериментальных данных еще очень мало.

Краткость вегетационного периода имеет иногда критическое значение для развития растений. К морфологическим адаптациям к короткому лету можно отнести быстрый начальный рост весной, вегетативное размножение и разрастание, явную тенденцию к многолетности, периодичный и апериодичный рост. Для быстрого роста весной необходима быстрая активизация фотосинтезирующих тканей, что достигается наличием вечнозеленых листьев (у низкоарктических видов) или зимнезеленых (у высокоарктических видов). Вегетативное разрастание позволяет арктическим видам широко расселяться в подходящих местообитаниях, но в то же время имеет недостаток, поскольку при этом не происходят генетические рекомбинации. Колонии таких особей существуют только до тех пор, пока имеется экотоп; с уничтожением последнего погибает и данная популяция.

Арктические растения в соответствии с их фенологическим развитием делятся на две группы: 1) периодичные — развитие их останавливается на определенной стадии, даже в тех случаях, когда имеются условия и для дальнейшего роста; 2) апериодичные, продолжающие расти до тех пор, пока позволяют погодные условия (Sørensen, 1941). Последние могут полностью использовать свой ростовой потенциал каждое лето; но если цветоносные стебли вытягиваются слишком высоко, они могут быть уничтожены внезапными морозами, сильными ветрами и т. п. Напротив, жесткоограниченный периодичный рост обеспечивает более надежную защиту от неблагоприятных условий, но уменьшает возможность интенсивного роста и развития в благоприятный сезон. В высокой Арктике преобладают виды с периодичным ростом.

Рассматривая адаптированность растений к условиям освещенности, автор учитывает два фактора, которые в какой-то степени, нейтрализуют друг друга: с одной стороны, продолжительное дневное освещение (частично, в течение круглых суток), с другой — слабая в целом освещенность, обусловленная низким стоянием солнца и большой облачностью. В результате эффективная освещенность в Арктике приближается к таковой в средних широтах. Арктические виды чаще индифферентны к фотопериоду, чем приспособлены к нему. Различные данные показывают, что не длина дня, а климатические условия в целом могут ограничивать их распространение. Низкая освещенность также не является для растений проблемой, хотя в сочетании с коротким летом и низкими температурами она может снижать метаболизм. Поэтому любые физиологические и морфологические изменения, которые увеличивают фотосинтетическую активность, могут рассматриваться как адаптивные.

Бедность арктических почв азотом часто рассматривается как фактор, ограничивающий распространение многих видов и являющийся причиной их низкорослости. Но есть основания полагать, что арктические растения хорошо приспособились к низкому уровню азотного питания (эксперименты показывают, что выращенные в умеренных районах, они быстро растут, достигают более крупных размеров, но не цветут).

Большой интерес представляют приспособления, связанные с распространением семян арктических растений. Большинство приспособительных механизмов, обеспечивающих надежное распространение семян в умеренных районах, в Арктике имеет ограниченное значение. В какой-то степени это связано с тем, что их эффективность высока только там, где высока плотность популяций птиц и животных, способствующих распространению семян. По мнению автора, в Арктике имеются два главных агента, способствующих распространению семян. Наиболее существенную роль в их распространении играют зимние ветры, которые переносят их, особенно на обширных равнинах, по твердому снежному насту на многие километры. Именно зимними ветрами осуществляется перенос семян на изолированные острова, на расстояния от 100 до 2000 км,

когда море сковано льдами. Этим же можно в какой-то степени объяснить родственные связи между флорами Гренландии, Исландии, Шпицбергена. У большинства арктических видов высыпание семян происходит постепенно, что гарантирует их распространение зимними ветрами. Менее важную, но существенную роль играют гуси. Продвигаясь на север сразу же вслед за таянием снега и поглощая огромное количество семян, они могут переносить их в кратчайший период на многие километры (иногда от 100 до 300). Часть семян при этом безусловно переваривается, но семена с твердыми оболочками хорошо сохраняются и, попадая вместе с экскрементами птиц в подходящие условия, могут прорасти.

Успешное закрепление растений, семена которых переносятся на дальние расстояния и находятся в изоляции, зависит в большой степени от их самофертильности, которая широко распространена в Арктике. Различные механизмы, которые уменьшают зависимость от перекрестного опыления и способствуют автогамии, можно считать генетическими приспособлениями к короткому вегетационному периоду. У арктических растений гетеростилия, дихогамия и двудомность встречаются гораздо реже, чем у растений умеренных районов, так как все это уменьшает возможность самоопыления. Напротив, среди арктических видов много апомиктов, у ряда растений наблюдается вивипария. Но половое воспроизведение остается главным в высокой Арктике. Прямые и косвенные данные подтверждают заметную роль и перекрестного опыления в Арктике как при помощи ветра, так и насекомыми, несмотря на низкую плотность популяций последних. Известно много фактов, когда самоопыление совмещается с насекомоопылением. С другой стороны, некоторые виды, заходящие далеко на север, становятся самофертильными или апомиктичными и утрачивают свойства, привлекающие насекомых. В целом у арктических растений достигается некоторый компромисс: благодаря самофертильности они могут плодоносить ежегодно, способность же к перекрестному опылению поддерживает относительную однородность популяций и обеспечивает накопление адаптивных мутаций в общем генофонде. Для арктической флоры характерны генетические приспособления, которые обеспечивают ее однородность (Mosquin, 1966), что в целом представляет собой проявление адаптации к арктическим условиям, поскольку все, что препятствует рекомбинации генов, помогает сохранять адаптивные признаки. К таким механизмам, по-видимому, относятся высокий процент полиплоидии у арктических видов и очень маленькие размеры хромосом (что уменьшает вероятность кроссинговера) у некоторых групп, например у рода *Carex*. По мнению автора, генетическая однородность арктической флоры может быть также следствием преобладания у северных растений приспособлений, способствующих вызреванию семян (автогамия, апомиксис).

Все криптогамные растения рассматриваются автором вместе (за исключением грибов, которым посвящена отдельная глава). Это объясняется крайней малочисленностью сведений об их биологии в Арктике, а также тем, что их арктические представители в целом были скорее преадаптированы к условиям севера, чем действительно приспособились к ним. Как общее явление для всех споровых растений отмечается их способность прекращать рост в неблагоприятное время и продолжать его, когда позволят условия, без всяких нарушений. Такая способность мхов и лишайников в умеренных и тропических районах рассматривается как защита от временного иссушения. Засухоустойчивость и холодоустойчивость тесно связаны; поэтому, когда мхи и лишайники проникли в Арктику, механизмы, обусловливающие их устойчивость к иссушению, после минимальных изменений смогли играть полезную роль в их адаптации к низким температурам.

Практическое отсутствие резко выраженных арктических видов указывает на крайне ограниченную эволюцию мхов в Арктике, отражает их мобильность и легкость приспособления к суровым северным условиям, что можно объяснить достаточно высокой степенью генетической вариабельности. Большая часть мхов космополиты. Мхи способны осуществлять метаболизм всегда, когда позволяют условия, находясь при этом почти постоянно в состоянии противодействия влиянию холода и иссушения. Они могут успешно расти в крайне неблагоприятных местообитаниях, например по краю снежников; известны факты выживания мхов под снежным или ледовым покровом, даже если они не растаивают в течение одного года или дольше. Имеется предположение, что они не только существуют, но и растут под снежниками, если снег достаточно тонок, чтобы пропускать свет. Основная адаптивная черта мхов — их способность к неопределенно долгому вегетативному размножению. Для некоторых видов известно, что они никогда не плодоносят в Арктике; большинство же видов плодоносит нерегулярно, лишь в наиболее благоприятные годы. Хотя большинство мхов Арктики происходит из умеренных районов, имеется целый ряд исключительно арктических видов (Steere, 1953). Но пока неизвестно, имеются ли у таких видов какие-либо специфические физиологические приспособления к низким температурам.

Лишайники, в том числе и арктические, могут осуществлять крайне низкий обмен в состоянии сильного иссушения; при этом они противостоят как сильной жаре, так и холоду. Эта способность позволяет им легко переносить суровую арктическую зиму, внезапные заморозки в течение лета, помогает выживать под снежниками от одного года до нескольких лет. Их способность активно поглощать влагу из воздуха позволяет им почти сразу возобновлять жизнедеятельность. Эти свойства лишайников обеспечивают их выживание в Арктике. Широкое распространение лишайников обусловлено также отсутствием конкуренции со стороны других групп растений, поскольку они могут поселяться в крайне неблагоприятных местообитаниях.

Об арктических водорослях известно слишком мало, чтобы делать какие-либо предположения о природе их адаптации к условиям севера. Известно, что большинство из них космополиты. Критические факторы для их развития в Арктике — низкая температура и освещенность (как в водоемах, так и в почве); к тому и другому они хорошо приспособлены (метаболическая активность, в частности пресноводных водорослей, начинается ранней весной еще подо льдом), но механизмы приспособления неизвестны.

Подавляющее большинство арктических грибов — сапрофиты или паразиты на листьях и стеблях цветковых растений. Грибы могут размножаться вегетативно, но сохраняют способность к спороношению. Специальных приспособлений к арктическим условиям у грибов не наблюдается, а происходят лишь некоторые изменения в жизненном цикле. Грибы не успевают проходить полный жизненный цикл в Арктике в течение одного года. Приспособлением к краткости вегетационного периода можно считать упрощение жизненного цикла, постепенное, в течение 3—4 лет, развитие спорокарпиев, продолжительное развитие мицелия в почве. Все арктические грибы самофертильны, что уменьшает возможность генетических рекомбинаций. Последнее компенсируется развитием гетерокариоза и вегетативным обменом ядер между генетически различными мицелиями. Проследив в деталях циклы развития различных групп грибов (сапрофитов, факультативных и облигатных паразитов), исследовав их специфику, вызванную суровостью условий, автор приходит к выводу, что адаптация грибов к условиям Арктики выражена слабо и что большинство их приспособительных механизмов известно и за ее пределами.

Заключая свою монографию, Савиль делает следующие выводы. Арктическая флора в целом очень молода и происходит из различных источников; поэтому все изменения, связанные с приспособлением к арктическим условиям, в эволюционном плане краткосрочны, а потому не привели к специализации. Наиболее важные адаптивные признаки: холодостойкость в летний период, эффективный рост при низкой температуре и освещенности, низкорослость, изменение пигментации (что способствует повышению температуры различных частей растения), самофертильность и другие механизмы, способствующие вызреванию семян, тенденция к вегетативному размножению, изменения в репродуктивных органах, уменьшающие генетическую вариабельность.

Автор подчеркивает, что при изучении эволюции любой группы организмов можно наблюдать, что один и тот же механизм служит для выполнения более чем одной функции и, наоборот, одна функция может выполняться в результате действия нескольких механизмов. Это утверждение в полной мере относится к арктическим растениям. Можно с удовлетворением отметить, что в рецензируемой монографии постоянно осуществляется комплексный подход к факторам среды, влияющим на жизнедеятельность растений.

Настоящая монография является первой сводкой в зарубежной литературе по адаптациям арктических растений. Она включает литературные данные (особенно полно представлена литература последних четырех лет), а также собственные идеи и наблюдения автора. Многие положения, высказанные в книге, не являются новыми и, в частности, уже высказывались ранее в работах русских и советских тундроведов, что, к сожалению, не нашло отражения в рецензируемой монографии. Так, автор цитирует советские работы по частным вопросам адаптации арктических растений, но не упоминает сводку Б. А. Тихомирова (1963), в которой сведена литература по данной проблеме, как наша, так и зарубежная, начиная с конца прошлого века.

Следует приветствовать, что Савиль обращает внимание не только на морфологические приспособления как наиболее очевидные, но и на физиологические, а также делает попытку проследить природу этих изменений. Но в книге имеется существенный недостаток: в целом ряде случаев автор лишь говорит о том, что арктические растения приспособились к тем или иным условиям среды, но не показывает, каким образом это происходит, не вскрывает механизмы этих приспособлений, что делает некоторые его рассуждения поверхностными. Впрочем, в этом трудно винить автора, поскольку не только каких-либо экспериментальных данных, но и вообще сведений о биологии арктических растений (особенно споровых) чрезвычайно мало. В этом плане исследование автора об адаптации грибов представляется уникальным в мировой литературе.

Ценность монографии Савиля в том, что в ней поднимаются многие важнейшие вопросы адаптации арктических растений. Она лишний раз напоминает всем исследователям, изучающим биологию растений Арктики: так мало сделано, так много еще предстоит сделать.

Н. В. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 II 1973).

ХРОНИКА

УДК 06.068. (476) 58

ПРИСУЖДЕНИЕ БЕЛОРУССКИМ БОТАНИКАМ ГОСУДАРСТВЕННОЙ ПРЕМИИ БССР

I. N. RAKHTEENKO. THE AWARD OF BELORUSSIAN S. S. R. STATE PRIZE TO BELORUSSIAN BOTANISTS

Большую работу по изучению растительного покрова Белоруссии проводит коллектив сотрудников лаборатории геоботаники Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР, возглавляемый И. Д. Юркевичем. Многолетние исследования лаборатории отражены в ряде крупных монографий, вышедших в последние годы. Важнейшими из них являются: «Растительный покров Белоруссии», «Типы и ассоциации черноольховых лесов», «Типы и ассоциации еловых лесов».

В этих работах показаны закономерности географического распространения растительности, дан анализ типологической структуры и продуктивности фитоценозов, выявлены их связи с условиями среды, обсуждаются теоретические вопросы лесной типологии, районирования и картографирования растительного покрова. Для Белоруссии составлена карта растительности более крупного масштаба, чем у ранее составленных карт.

За названные работы группа ботаников удостоена в 1972 г. Государственной премии Белорусской ССР в области науки. Премии присуждены: Ивану Даниловичу Юркевичу — руководителю работы, Владимиру Степановичу Адерихо, Надежде Андреевне Буртыс, Виктору Степановичу Гельтману, Дмитрию Степановичу Голоду, Ефросинье Акимовне Кругановой, Николаю Федоровичу Ловчему, Виктору Ивановичу Парфенову, Павлу Яковлевичу Петровскому, Леониду Петровичу Смоляку.

Лауреаты внесли присужденную им премию в Советский фонд мира.

И. Н. Рахтеенко.

Минск.

(Получено 19 I 1973).

К НАШИМ ЧИТАТЕЛЯМ

В целях обеспечения своевременной доставки нашего журнала каждому подписчику присвоен постоянный цифровой код, который будет сообщен Вам Центральным подписным агентством «Союзпечать».

При возобновлении подписки на 1974 и последующие годы цифровой код следует проставлять на нижней строке абонемента, справа от фамилии, инициалов (наименования организации, выписывающей данное издание).

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 006.3 (075)58

ПИСЬМО В РЕДАКЦИЮ БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА

S. J. LIPSCHITZ. A LETTER TO THE EDITORIAL OF THE BOTANICAL JOURNAL

В 1963 г. Центральной научной библиотекой Академии наук Таджикской ССР была издана книга, посвященная 60-летию Павла Николаевича Овчинникова. Вступительная статья «Краткий очерк научной и общественной деятельности П. Н. Овчинникова» была написана мной. В 1973 г. к 70-летию ученого появилась в свет новая книга о нем. Вступительная статья была написана заново. Авторами ее значатся А. Н. Максумов, М. Н. Нарзикулов и С. Ю. Липшиц. Имя нижеподписавшегося как соавтора статьи поставлено без его ведома и согласия. Текст статьи не был мне прислан.

Протестуя против элементарного нарушения авторских прав и оценивая этот поступок как неэтичный, считаю необходимым заявить, что не являюсь соавтором упомянутой вступительной статьи и не несу ответственности за ее текст.

С. Ю. Липшиц.

Ленинград.

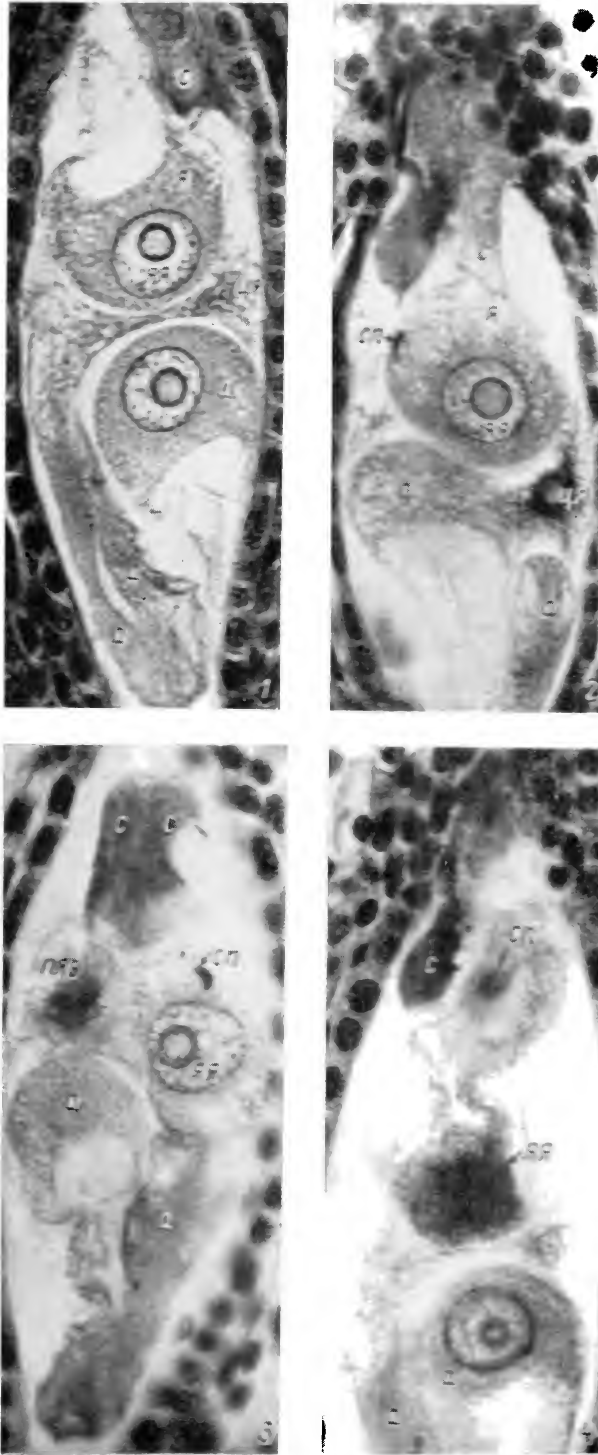


Таблица I

Семигамия у *Rudbeckia laciniata*

1 — зародышевый мешок *Rudbeckia laciniata* до оплодотворения; *2* — спермий удлиненной формы проник в цитоплазму яйцеклетки, разрушенная синергида расположена слева от яйцеклетки, центральное ядро справа; *3* — округлившийся спермий находится в цитоплазме яйцеклетки, а ядро последней — в профазе деления; *4* — ядро яйцеклетки и спермия в метафазе

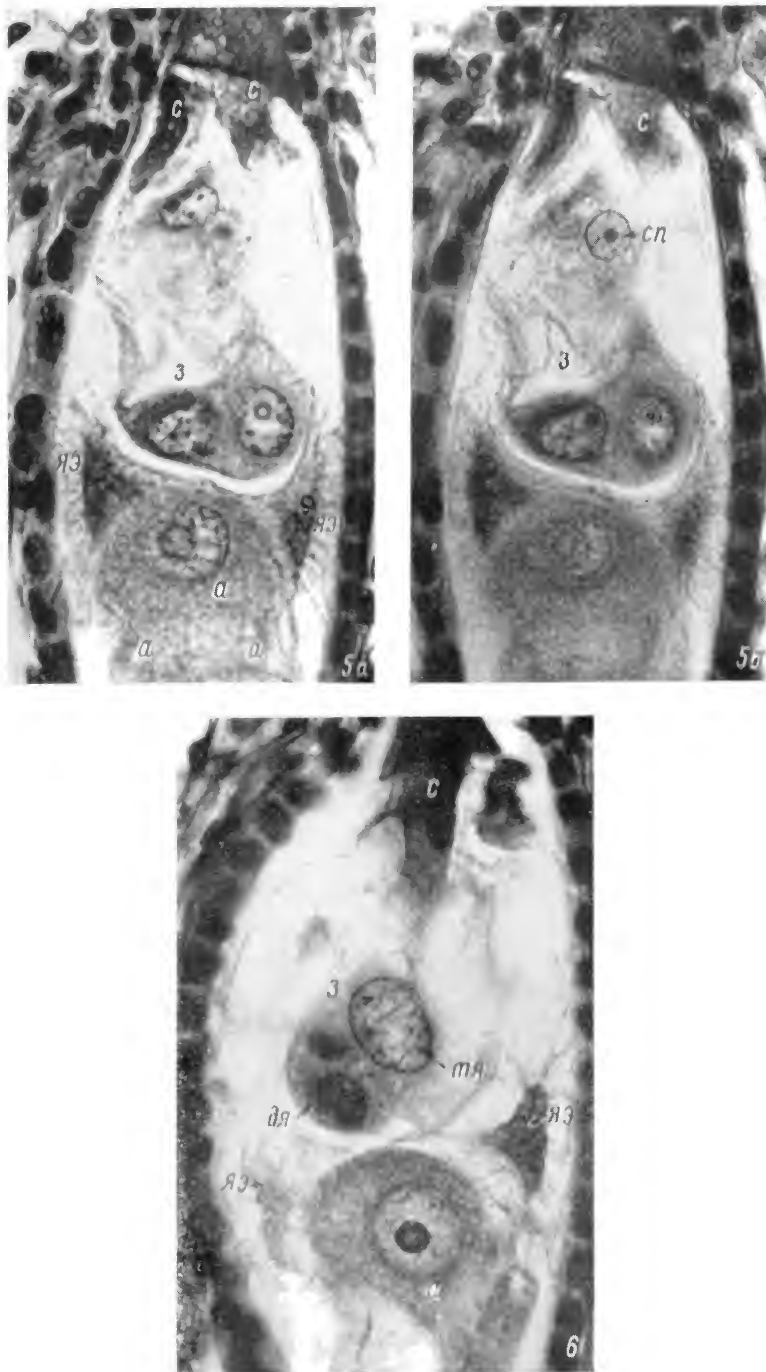


Таблица I (*продолжение*)

5 — мелкое округлое ядро, производное ядра спермия, расположено в микропилярной части зародыша (*5а* и *5б* — разные уровни фокусировки одного среза); *6* — в центре зародыша расположено очень крупное триплоидное ядро; *я* — яйцеклетка, *с* — синергида, *а* — антипода, *сп* — спермий, *ця* — центральное ядро, *яя* — ядро яйцеклетки, *пяэ* — первичное ядро эндосперма, *яэ* — ядро эндосперма, *з* — зародыш, *дя* — диплоидное ядро зародыша, *тя* — триплоидное ядро

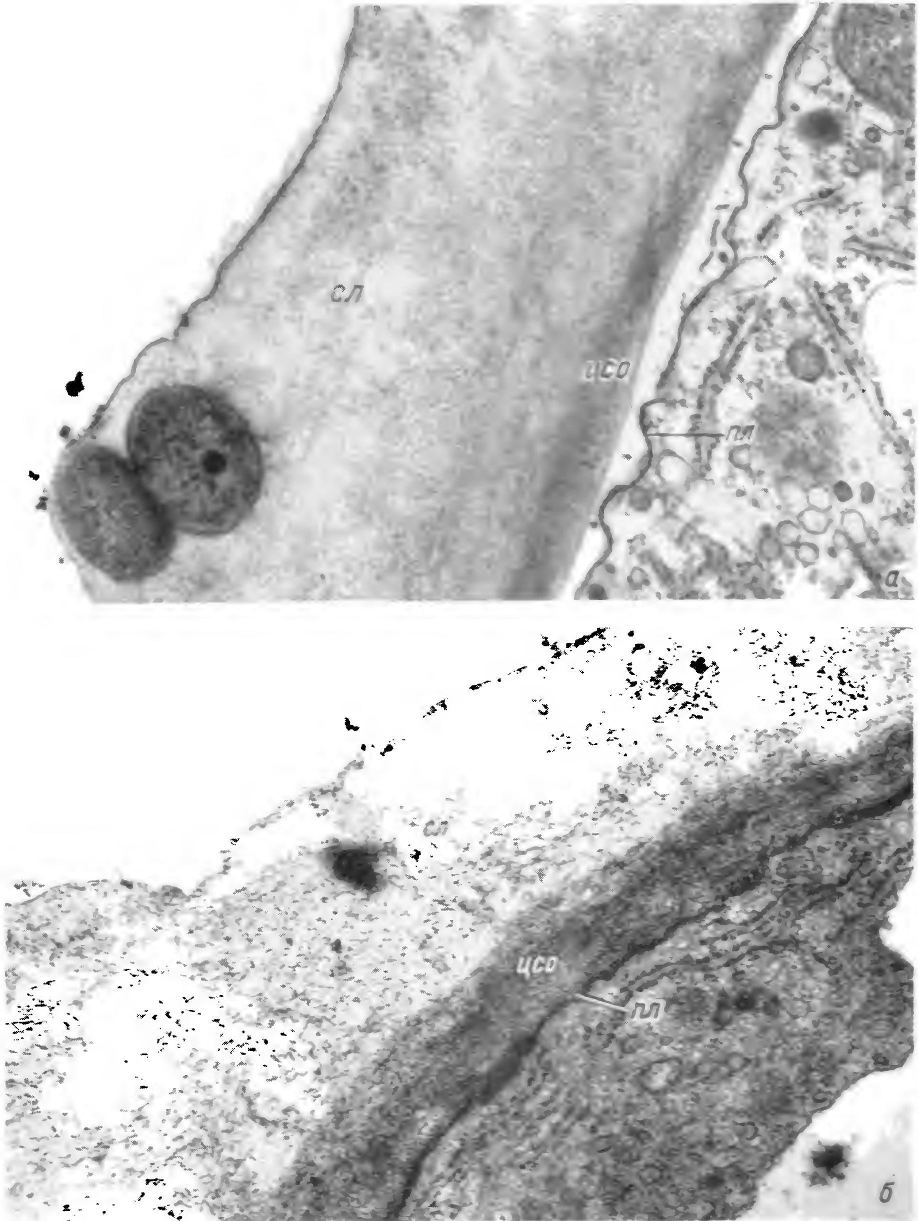


Таблица I

Фрагменты клеток эпидермиса (*а*) и чехлика (*б*) при фиксации глутар-OsO_4; *а* — ×24 000; *б* — ×40 000

Условные обозначения ко всем таблицам: *ко* — клеточная оболочка; *пл* — плазмалемма; *пс* — продукты секреции; *цсо* — целлюлозный слой клеточной оболочки; *сл* — слизь; *чх* — чехлик

К стр. 1280

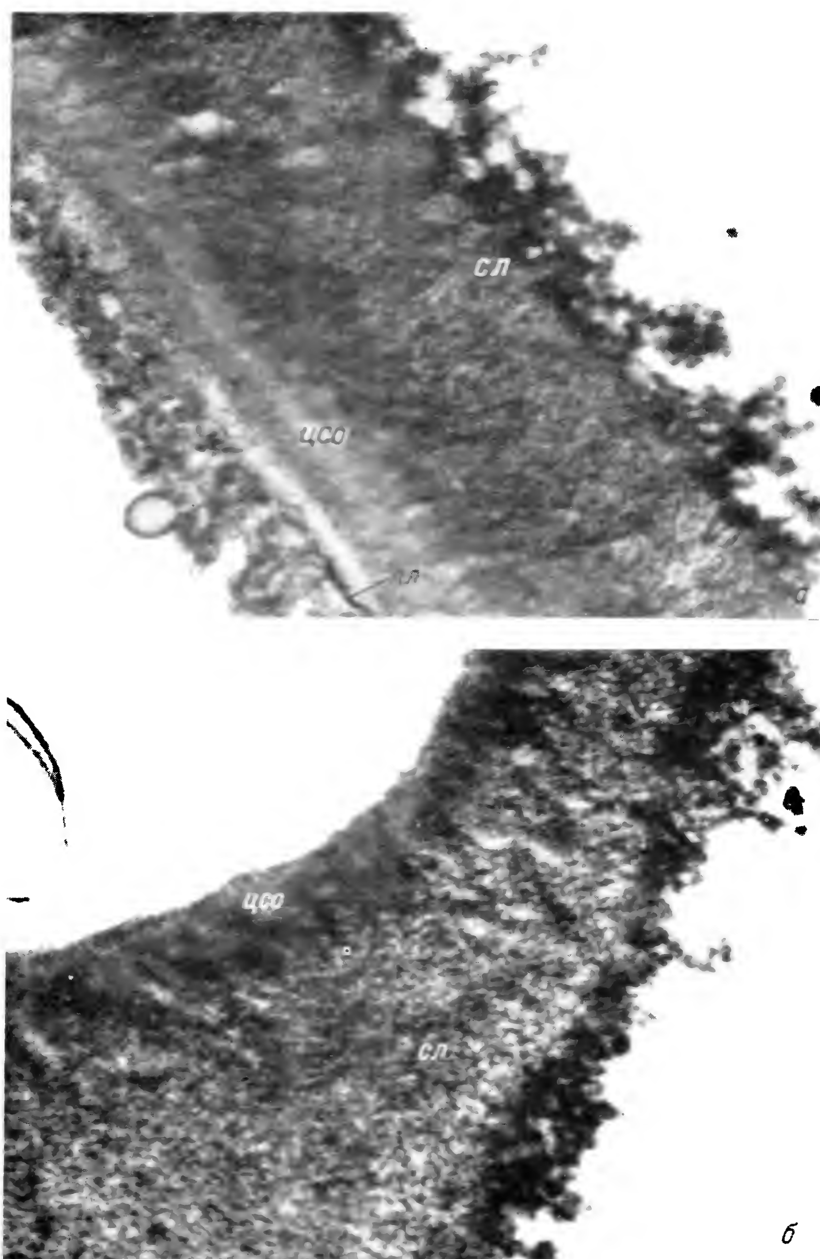


Таблица II

Фрагменты клеток эпидермиса (*а*) и чехлика (*б*) при фиксации глутар-OsO_4 с добавлением рутения красного; *а* — ×58 000; *б* — ×53 000

К стр. 1280

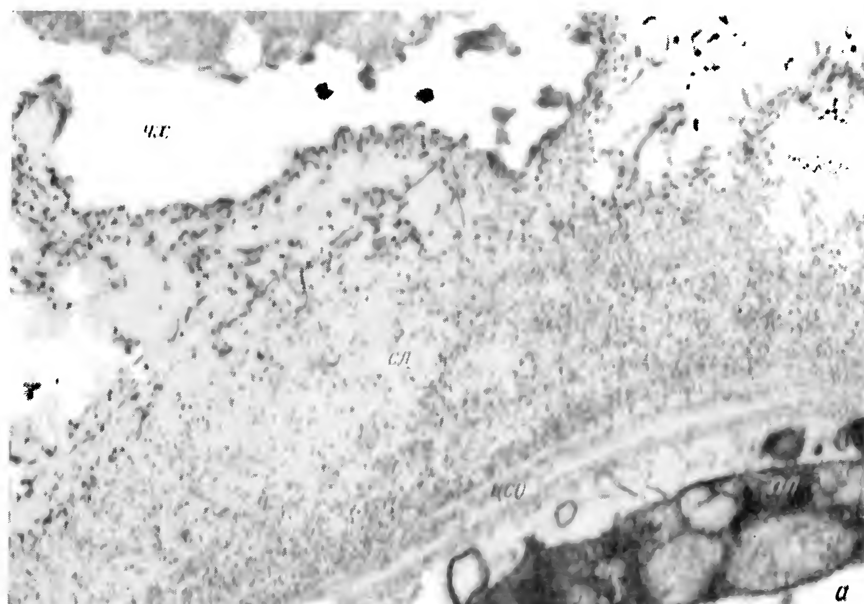




Таблица III

Фрагменты клеток эпидермиса при фиксации глутар-OsO_4 с добавлением алцианового синего

а — на поверхности сохранились остатки чехлика, ×26 000; *б* — без остатков чехлика на поверхности, ×45 000

К стр. 1281

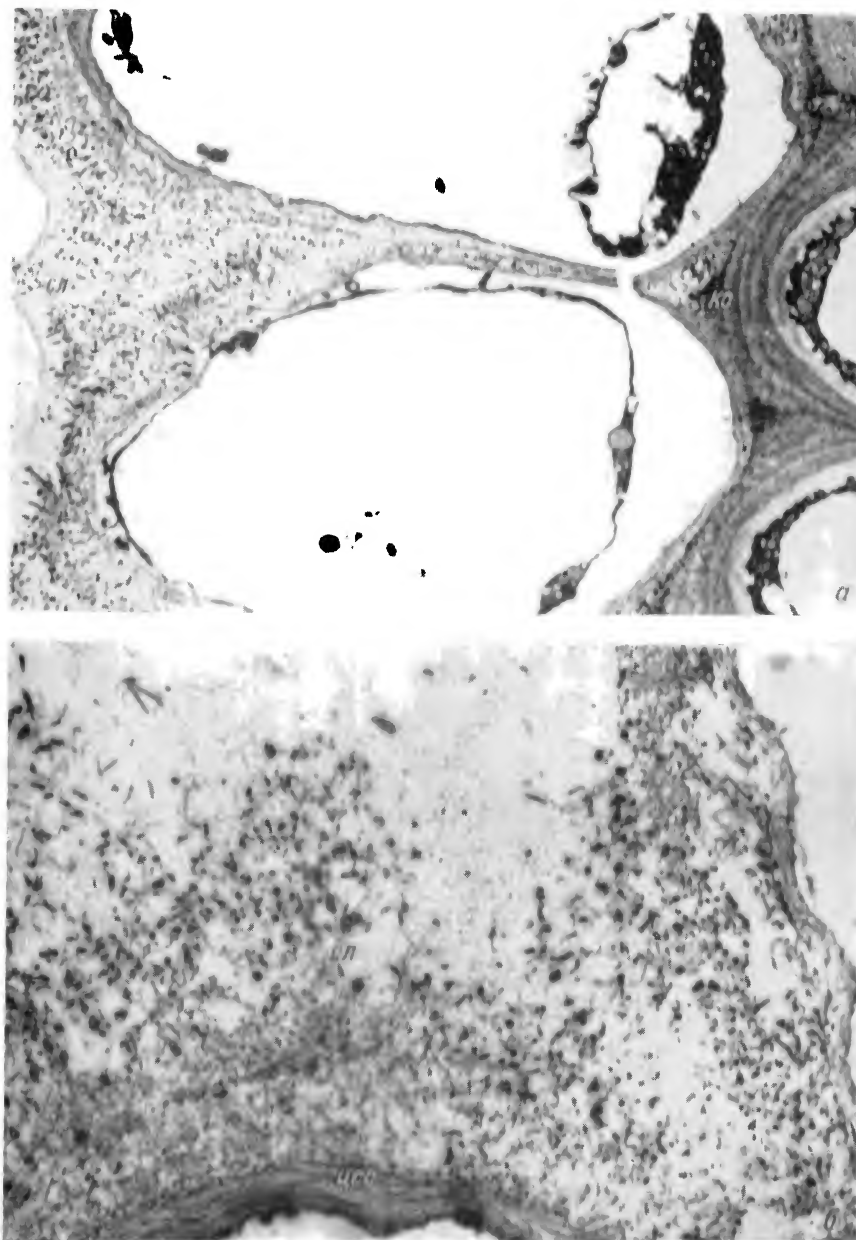


Таблица IV

Клетки чехлика при фиксации глутар-OsO_4 с добавлением алцианового синего

а — общий вид, ×4000; *б* — фрагмент наружной оболочки, ×21 000.

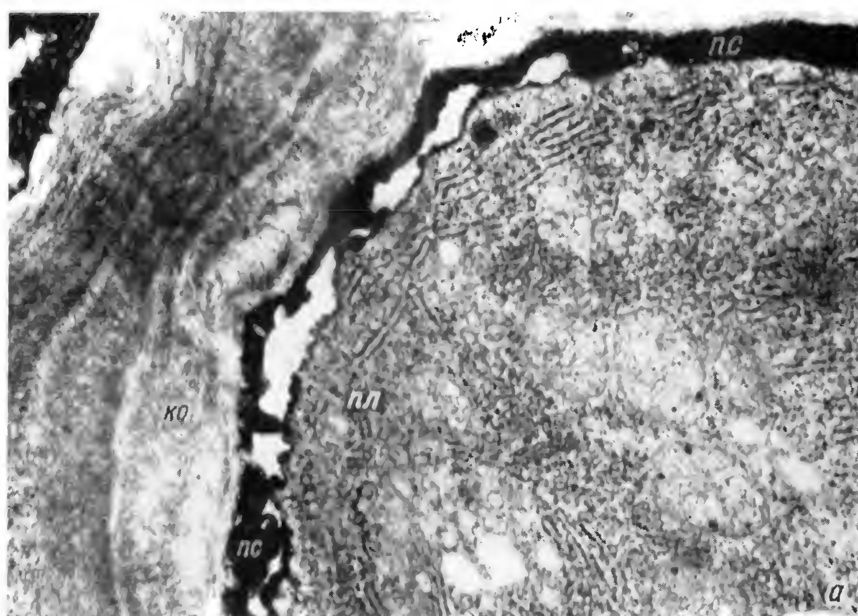


Таблица V

Ослизняющиеся клетки чехлика при фиксации глутар-OsO_4

а — общий вид, ×5000; *б* — фрагмент клетки (накопление слизи в полости клетки), ×29 000

К стр. 1281



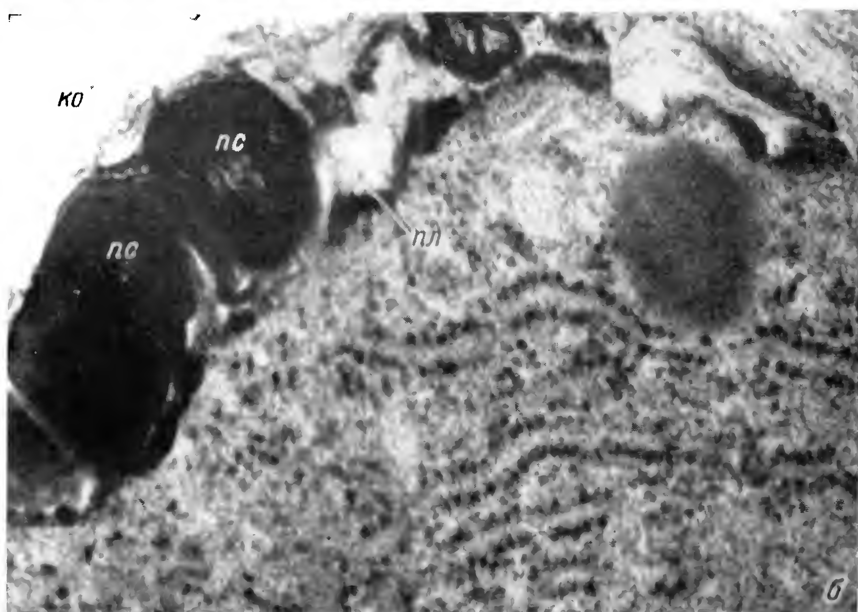


Таблица VI

Фрагменты клеток эпидермиса, еще закрытых двумя слоями чехлика при фиксации глутар-OsO_4 с добавлением алцианового синего

Накопление продуктов секреции между оболочкой и плазмалеммой; *а* — ×30 000, *б* — ×57 000

'ol. LVIII № 9.

September, 1973.

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

. I. **Vasilevich.** A coenoquant as the minimal spatial entity in vegetation cover 1241
[. M. **Ivanova.** On the association of plants with certain rocks in the Stanovoje nagorje region 1252
[. P. **Solntseva.** Semigamy and fertilization in *Rudbeckia laciniata* L. 1261
. M. **Barmicheva** and M. F. **Danilova.** The distribution of pectic substances in cell walls of *Raphanus sativus* L. root tip according to histochemical data . . . 1278
.. S. **Vernik.** On the history of formation of nut-forests in Western Tien-Shan . . 1284

[ETHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1294

. **R. Vasiliev, N. A. Zvontsova, I. P. Savinov** and **V. M. Shmidt.** Mathematical analysis of the growth of the leaves. (1294).

EPORTS 1302

. **A. Korobkov.** The morpho-anatomical peculiarities of achenes of *Artemisia* spp. in the North-East of the U.S.S.R. (1302). — **S. M. Gorozhankina.** A sinusial character of the soil cover of the cedar forests in the Tomsk region. (1316). — **V. K. Terletsky.** The geographic variability in developmental rhythms of *Cotoneaster* Medic. (1325). — **P. G. Zhukova, V. V. Petrovsky** and **T. V. Plieva.** The chromosome numbers and taxonomy of some plant species from Siberia and Far East. (1331). — **A. P. Sokolovskaya** and **N. S. Probatova.** The chromosome numbers of the Far Eastern species of *Glyceria* R. Br. (1342). — **V. M. Kosykh.** *Pyrus elaeagnifolia* Pall. in Crimea. (1348). — **D. Ninova.** Comparative-anatomical study of *Centaurea* spp. in Bulgaria. I. The epiderm and the stomatic apparatus. (1357). — **A. R. Grintal.** The effect of temperature on the intensity of photosynthesis in *Laminaria saccharina* (L.) Lam. (1361). — **L. I. Vakhtina.** Karyological variability in the local population of *Narcissus angustifolius* Curt. (1367). — **N. N. Andronova.** To the embryology of *Octodon setosum* Hiern. (*Rubiaceae*). (1371).

URVEY OF ARTICLES 1378

[. N. **Ovsyannikova.** Methods of obtaining bacteria-free cultures of monocellular algae. (1378).

.EVIEWS 1386

. **M. Lavrenko.** (A review). Excursion flora for the territories of the DDR and the BRD. Vascular plants. 1972. (1386). — **P. L. Gorchakovsky.** (A review). Phytocoenosis. Phytosociological bulletin. 1972. (1388). — **Yu. N. Neshataev.** *Pal Jakucs.* The dynamic connection of forests and meadows. The quantitative and qualitative investigation of synecological, phytocoenological and structural relationships in forest edge. 1972. (1390). — **N. V. Matveyeva.** *D. Savile.* Arctic adaptations in plants. 1972. (1395).

HRONICLE 1399

. **N. Rakhteenko.** The award of Belorussian S.S.R. State Prize to belorussian botanists. (1399).

. LETTER TO THE EDITOR 1400

. **J. Lipschitz.** A letter to the editorial of the Botanical journal. (1400).

1 р. 50 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. И. Василевич. Ценоквант как наименьшая пространственная единица растительного покрова 1241
М. М. Иванова. О приуроченности растений к горным породам на Становом нагорье 1252
М. П. Солнцева. Семигамия и оплодотворение у *Rudbeckia laciniata* L. 1261
Е. М. Бармичева и М. Ф. Данилова. Распределение пектиновых веществ в клеточных стенках кончика корня *Raphanus sativus* L. по данным гистохимии 1278
Р. С. Верник. К истории формирования ореховых лесов Западного Тянь-Шаня 1284

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1294

Б. Р. Васильев, Н. А. Звонцова, И. П. Савинов и В. М. Шмидт. Математический анализ роста листьев. (1294).

СООБЩЕНИЯ 1302

А. А. Коробков. Морфолого-анатомические особенности семянок полыней (*Artemisia* spp.) Северо-Востока СССР. (1302). — **С. М. Горожанкина.** Синузиальная структура напочвенного покрова кедровников Томской области. (1316). — **В. К. Терлецкий.** Географическая изменчивость ритмики развития кизильников (*Cotoneaster* Medic.). (1325). — **П. Г. Жукова, В. В. Петровский и Т. В. Плиева.** Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. (1331). — **А. П. Соколовская и Н. С. Пробатова.** Числа хромосом дальневосточных видов *Glyceria* R. Br. (1342). — **В. М. Косых.** Лохолистная груша *Pyrus elaeagnifolia* Pall. в Крыму. (1348). — **Д. Нинова.** Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. I. Эпидерма и устьичный аппарат. (1357). — **А. Р. Гринталь.** Влияние температуры на интенсивность фотосинтеза *Laminaria saccharina* (L.) Lam. (1361). — **Л. И. Вахтина.** Кариологическая изменчивость природной популяции *Narcissus angustifolius* Curt. (1367). — **Н. Н. Андронова.** К эмбриологии *Octodon setosum* Hiern. (*Rubiaceae*). (1371).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 1378

М. Н. Овсянникова. Методы получения бактериологически чистых культур одноклеточных зеленых водорослей. (1378).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1386

Е. М. Лавренко. (Рецензия). Экскурсионная флора для территории ГДР и ФРГ. Сосудистые растения. 1972. (1386). — **П. Л. Горчаковский.** (Рецензия). Фитоценоз. Фитосоциологический бюллетень. 1972. (1388). — **Ю. Н. Нешатаев.** *Пал Якуч.* Динамическая связь лесов и лесных полян. Количественные и качественные исследования синэкологических, фитоценологических и структурных отношений в лесных опушках. (1390). — **Н. В. Матвеева.** *Д. Савиль.* Адаптации растений в Арктике. 1972. (1395).

ХРОНИКА 1399

И. Н. Рахтеенко. Присуждение белорусским ботаникам государственной премии БССР. (1399).

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ 1400

С. Ю. Липшиц. Письмо в Редакцию Ботанического журнала. (1400).